THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES PHYSIQUES

PAR

CARRICABURU Pierre

1re THESE. - Contribution à la dioptrique oculaire des Arthropodes : Détermination des indices des milieux transparents de l'ommatidie.

2e THESE. - Propositions données par la Faculté : Vision des sources ponctuelles.

soutenues le 30 Mai 1967 devant la Commission d'examen

MM. MONNIER *Président*

LE GRAND
ARNULF } *Examinateurs*

CONTRIBUTION
A LA DIOPTRIQUE OCULAIRE DES ARTHROPODES : DETERMINATION DES INDICES DES MILIEUX TRANSPARENTS DE L'OMMATIDIE

par Pierre CARRICABURU (*)

(*) Cette thèse est publiée par les soins de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord (Faculté des Sciences d'Alger) sous forme de Mémoires N° 9 de la Nouvelle Série 1968.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

CHAPITRE I

HISTORIQUE ET THEORIES ACTUELLEMENT EN DISCUSSION [1]

Alors que les animaux inférieurs sont pourvus seulement de cellules sensorielles ne leur donnant qu'une sensation diffuse de luminosité, sans formation d'images et donc sans perception d'objets, au contraire les animaux supérieurs, Mollusques, Arthropodes, Annélides et Vertébrés, possèdent des yeux. Un œil est fondamentalement un dispositif optique fournissant des images ou des pseudo-images de l'espace environnant l'animal et permettant à ce dernier de percevoir des objets et non pas seulement une luminosité. D'une manière simplifiée, nous pouvons distinguer deux types d'yeux. Tout d'abord l'œil de type camérulaire, comportant un système optique fonctionnant approximativement comme un système centré à foyers. Ce système forme des objets à l'infini une image réelle et renversée située à son foyer image. La rétine coïncide avec cette image et transforme l'énergie incidente en influx nerveux. La dioptrique d'un tel dispositif a été et continue d'être étudié par de très nombreux chercheurs, et cependant n'est guère connue en détails que chez l'Homme et quelques Mammifères, et Oiseaux. Quoique l'œil camérulaire soit entaché de très importantes aberrations et malgré la boutade de Helmholtz qui affirmait qu'il refuserait un aussi mauvais appareil si un opticien le lui proposait, on peut l'assimiler, non pas à un objectif photographique, mais à un objectif à immersion de microscope fonctionnant à l'envers. En particulier, et en négligeant les aberrations, l'œil camérulaire obéit au principe de Fermat et au théorème de Malus.

Tout différent est l'œil composé — ou œil à facettes — des Arthropodes. Rappelons rapidement l'anatomie d'un tel œil, bien montrée par la Figure I - 1. Au niveau de l'œil, approximativement en forme de calotte sphérique, le tégument est différencié en facettes. Sous chaque facette et normalement à la surface de l'épiderme, est placé l'ommatidie, organe plus ou moins allongé selon les espèces, et constitué, de la surface à la profondeur du cône cristallin et du rhabdome. Des cel-

(1) Ce travail a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat ès-Sciences Physiques.

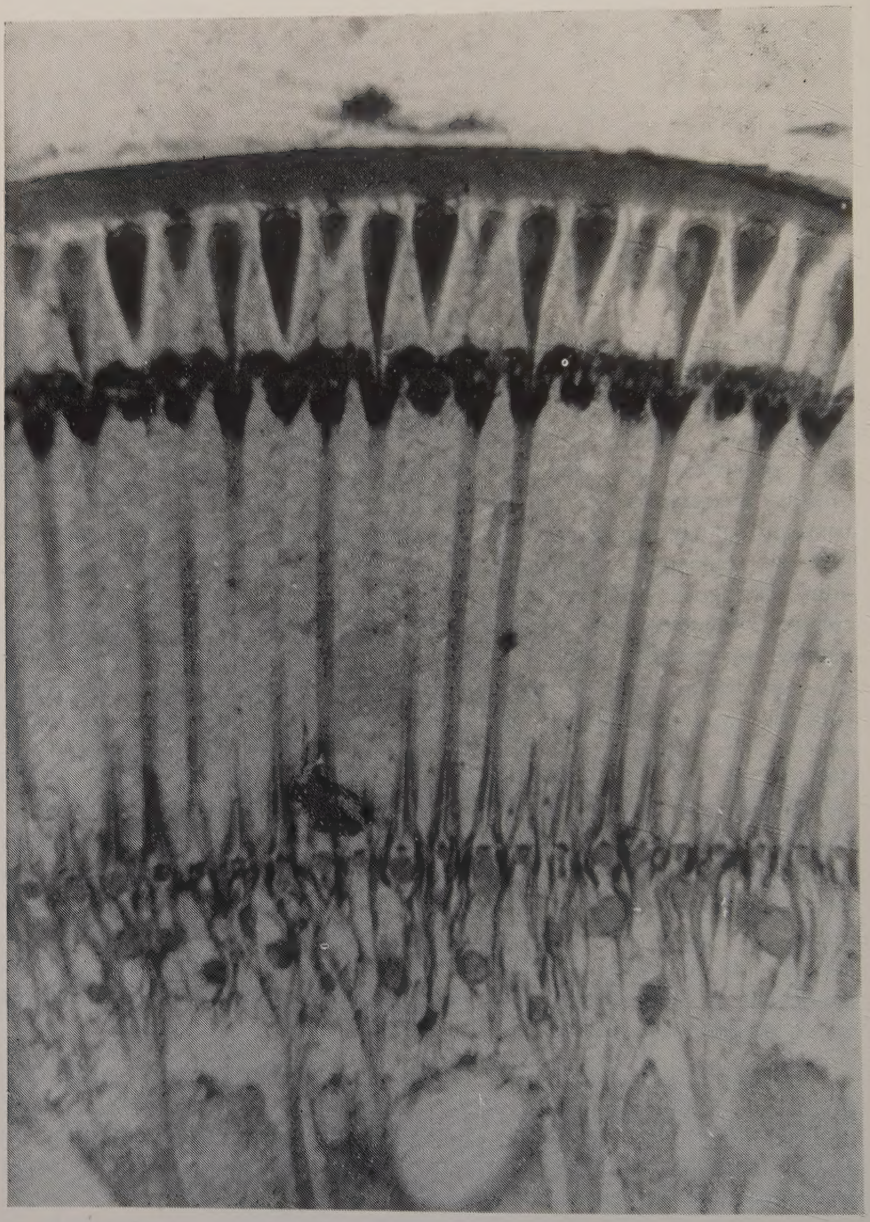

Figure I - 1 — Coupe de l'œil du Crabe *Callinectes sapidus.*
Préparation aimablement communiquée par le Professeur Talbot H. WATERMAN, Yale University, New-Haven, Conn. U.S.A.

lules pigmentaires entourent le cône cristallin et les cellules visuelles le rhabdome. La disposition de l'œil à facettes est donc fondamentalement différente de celle de l'œil camérulaire. Ici, nous n'avons plus de système centré à foyer donnant une image réelle. C'est Sigmund EXNER qui, reprenant le schéma de MULLER, tenta dans son livre fameux « Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten » d'élaborer une théorie cohérente de la dioptrique de l'œil à facettes. Selon MULLER et EXNER, l'œil à facettes découpe l'espace en unités élémentaires, il se produit une « vision en mosaïque ». Chaque ommatidie reçoit les rayons en provenance d'une petite région de l'espace, la cornée et le cône cristallin, agissant comme un système convergent, ramènent tous ces rayons sur l'extrémité externe du rhabdome. Chaque ommatidie agit donc d'une façon totalement indépendante des autres. C'est ce qu'EXNER nomme la vision par apposition. Dans d'autres espèces et toujours selon EXNER, les différentes ommatidies ne sont pas indépendantes. Les cônes cristallins d'un groupe d'ommatidies font converger sur un même rhabdome les rayons provenant d'un même point de l'espace. Dans ce type de vision, dite par EXNER vision par superposition, on devrait pouvoir obtenir une bien plus grande sensibilité à la luminance que dans le type précédent. Examinons plus en détail ces deux types de vision.

I. - VISION PAR APPOSITION.

Elle se rencontre, selon F. BERNARD, chez la plupart des Insectes diurnes à gros yeux (Odonates, Hyménoptères, Diptères, Coléoptères, Cicindélides) et, d'une façon moins typique, chez beaucoup d'autres Arthropodes. EXNER postule que le cône cristallin fonctionne comme une lentille convergente. Comme la forme du cristallin ne peut pas, en général, expliquer ce phénomène, EXNER postule que l'indice croît de la périphérie au centre. Ou, en d'autres termes, que le cône est constitué d'un axe à fort indice entouré de couches d'indice décroissant. Aucune mesure correcte d'indice n'a pu être effectuée du temps d'EXNER, ni même après, faute de disposer d'un appareillage convenable. Cependant le postulat d'EXNER n'est nullement, *a priori,* absurde. Il n'est que la transposition à l'œil à facettes de ce qui se passe effectivement dans l'œil camérulaire, tout au moins dans l'œil des Vertébrés. On sait en effet, que le cristallin (humain par exemple) possède justement une structure feuilletée. Autour d'un noyau dur, parfaitement visible à la lampe à fente, sont empilées des lames mécaniquement molles et optiquement peu réfringentes. La structure non isotrope du cristallin humain est fondamentale pour l'accommodation et la correction partielle de l'aberration sphérique. On notera au passage que même à l'heure actuelle, on ne connaît pas de façon précise les différents indices du

cristallin humain. Y. Le Grand donne 1,360 pour la capsule, 1,375 pour les couches externes vers l'équateur et entre 1,385 et 1,388 pour ces mêmes couches externes vers les pôles ; enfin le noyau central embryonnaire aurait un indice compris entre 1,40 et 1,41. On appréciera mieux l'imprécision de ces chiffres quand on saura que Y. Le Grand donne les indices de la cornée et de l'humeur aqueuse avec quatre décimales. En 1883, L. Matthiessen supposa le cristallin de révolution, avec une loi parabolique d'indice :

$$n = n_o - ax^2 - by^2$$

Gullstrand, en 1908, pousse le développement en série de l'indice du cristallin humain jusqu'au quatrième degré et, au lieu de deux coefficients, *a* et *b*, en introduisit sept ! Mais, ainsi que le fait judicieusement remarquer Y. Le Grand, « ces calculs, avec une apparence de rigueur mathématique qui en impose au profane, n'ont aucun sens physique ».

En 1886, L. Matthiessen appliqua au cristallin de l'Insecte sa théorie du cristallin humain. Nous donnons plus loin son calcul. On doit considérer un tel résultat comme un simple exercice de calcul optique, intéressant en soi, mais sans le moindre rapport avec la réalité, puisque L. Matthiessen ne donne aucune mesure expérimentale d'indice. Mais, sans vouloir à tout prix décrire mathématiquement le cristallin de l'Arthropode, nous pouvons, et sous bénéfice d'inventaire, admettre une structure en noyau.

Cherchons à déterminer, approximativement, le trajet des rayons lumineux tombant sur un tel cristallin (fig. I - 2). Soit un cylindre de matière transparente possédant une symétrie de révolution et dont l'indice selon l'axe est n_o et à la surface, n_r. A une distance x de l'axe, l'indice est n_x. Supposons enfin que la substance n'est pas biréfringente. Soit maintenant une onde plane Ω arrivant normalement à l'axe du cylindre. En chaque point l'onde va se propager avec une vitesse qui sera, c étant la célérité de la lumière dans le vide :

$$v = \frac{c}{n}$$

n étant l'indice de réfraction. Or l'indice étant fort selon l'axe, faible à la surface, l'onde va se déplacer lentement selon l'axe et vite à la périphérie. Elle ne va donc pas rester plane, mais va se déformer comme l'indique la figure. Les rayons étant toujours normaux à l'onde (théorème de Malus) on voit tout de suite que les rayons périphériques vont vont se rapprocher de l'axe, autrement dit que les rayons vont conver-

ger. Pour une loi quelconque de variation de l'indice, l'onde ne sera pas sphérique, autrement dit le cylindre ne fonctionnera pas comme un système centré à foyer : les rayons ne se couperont pas en un point. Par contre, pour une loi convenable, tous les rayons viendront converger à l'extrémité du rhabdome. Le cristallin fonctionne alors comme une lentille totalement dépourvue d'aberration de sphéricité. Appelons f' la distance focale image d'une telle lentille, a le rayon du rhabdome. Il est clair que l'ommatidie percevra tous les rayons contenus dans un cône de demi angle au sommet af' et d'axe confondu axec l'axe de l'ommatidie. Tous les autres rayons seront éliminés par réflexion totale ou absorption dans les cellules pigmentaires.

Chaque ommatidie découpe dans l'espace son propre cône et intégrera toutes les sources de lumière qui se trouveront dons son cône. Muller pensait que la limite de séparation était égale à l'angle entre les axes de deux ommatidies contiguës. Soit en effet deux sources ponctuelles : si elles sont séparées par une distance angulaire inférieure à

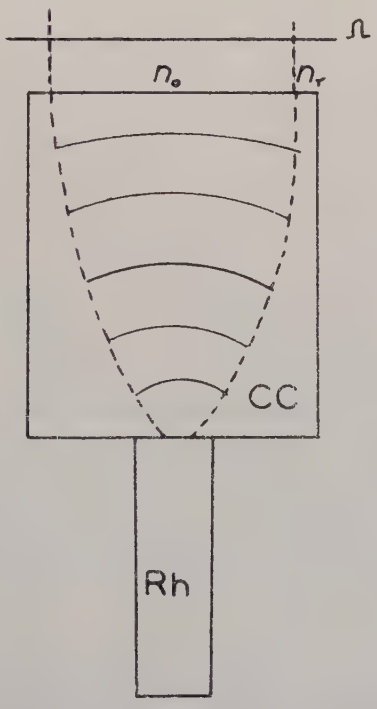

Figure I - 2. — Le cône cristallin des insectes et des crustacés selon L. Matthiessen et S. Exner. — CC : cône cristallin. Rh. : rhabdome.

En trait plein, les surfaces d'onde. En trait interrompu, les rayons. L'onde plane incidente Ω passe par un foyer à l'ouverture supérieure du rhabdome.

l'angle de deux ommatidies, les rayons qu'elles émettent pénétreront dans la même ommatidie et donc elles ne seront pas séparées ; si au contraire leur distance angulaire est égale à l'angle de deux ommatidies, chacune d'elle enverra des rayons qui seront captés par deux ommatidies et elles seront séparées. Un peu de réflexion montre la fausseté du raisonnement. Soit en effet deux sources dont la distance angulaire est, disons, la moitié de l'angle séparant deux ommatidies successives. Supposons que l'œil soit disposé de telle sorte que la limite entre les deux cônes d'intégration des deux ommatidies passe juste entre les deux sources, ce qui suppose que les cônes n'empiètent pas ou n'empiètent que peu. Alors chacune des deux sources ponctuelles envoie des rayons qui ne sont captés que par une ommatidie et sont donc vues séparées. La limite de séparation devrait donc être la mitié de l'angle des deux ommatidies, ou du quart ou du dixième, et le raisonnement nous conduit à une absurdité. Nous sommes donc conduits à admettre que les sources ponctuelles ne sont séparées que si leur distance angulaire est égale à l'angle de deux ommadities non contiguës et c'est bien ce que semble montrer l'expérience (Hecht, Clark). Rappelons que le raisonnement incorrectement fait pour l'œil à facettes avait été aussi fait par Helmholtz pour l'œil humain. Helmholtz, en effet, avait supposé que la limite de séparation de l'œil humain était déterminée par la distance séparant deux cônes contigus, deux sources ponctuelles étant séparées si leurs images se projetaient sur deux cônes différents. La comparaison de la limite de séparation ainsi calculée avec la limite de séparation déterminée expérimentalement, conduit Helmholtz à admettre qu'au contraire les sources ne sont séparées que si leurs images se forment sur deux cônes non contigus. En réalité, la notion de limite de séparation est une notion très complexe et en particulier il faut distinguer entre la possibilité de voir séparément deux sources ponctuelles et le pouvoir de percevoir de petites modifications dans la forme des objets. Et d'ailleurs chez l'Homme et l'Insecte (Hecht) le pouvoir séparateur varie avec la luminance, ce qui suffit à infirmer la théorie anatomique simple. On consultera Y. Le Grand à ce sujet pour l'Homme. C'est la raison pour laquelle les expériences de Burtt et Catton ne nous paraissent pas convaincantes.

Quoiqu'il en soit, il est certain que les différents cônes empiètent les uns sur les autres, ne serait-ce qu'en raison de la diffraction. Il est important de déterminer l'angle de ces cônes. Parmi les meilleures déterminations se trouvent celles de Ingrid Wiedeman. Rappelons que cet auteur a trouvé les valeurs suivantes par observation directe des ommatidies :

ESPECE	Angle du cône
Apis	
horizontalement	7,2°
verticalement	6,7°
Locusta	
horizontalement	4,0°
verticalement	3,9°
Dixippus	9,8°
Calliphora	7,6°
Aeschna	
partie dorsale	2,4°
partie ventrale	2,8°

Dans les cas d'*Apis* et *Locusta*, les cônes ne sont pas de révolution : cela devrait entraîner une variation dans le pouvoir séparateur selon des directions verticales et horizontales, ce qui serait un équivalent de l'astigmatisme. Mais il faut noter que les erreurs de mesure sont très supérieures à la différence trouvée et donc que l'existence d'un tel astigmatisme est très douteuse.

D'autres déterminations ont été faites par WATERMAN pour la Limule, WASHIZU *et al.* pour les Insectes. Nous verrons au Chapitre IV qu'un phénomène analogue à l'effet STILES - CRAWFORD peut rendre peut rendre compte des différentes limites de séparation.

II. - VISION PAR SUPERPOSITION.

Dans ce type d'œil, plusieurs ommatidies concourent à la vision d'un point. La figure I - 3 nous montre la conception d'EXNER. Les rayons émis par le point lumineux A tombent sur l'ommatidie D et, selon le mécanisme déjà exposé pour la vision par opposition, viennent converger en A'. Par contre, les rayons tombant sur les ommatidies E et F ne viennent pas converger en un point situé sur les droites AE et AF, mais bien en A'. En effet, les cônes cristallins, selon EXNER, courbent les rayons. Au fond, un œil par superposition, fonctionnerait comme une lentille à échelons de Fresnel. Alors que les rayons passant dans une même ommatidie obéissent au principe de Fermat, et donc que tous les chemins optiques des rayons passant dans une même ommatidie sont égaux, par contre il y a discontinuité d'une ommatidie à l'autre, le chemin optique du rayon ADA' est certainement différent du chemin optique du rayon AEA'. Selon F. BERNARD, l'œil par superposition caractérise la majorité des Lépidoptères nocturnes, ce qui se conçoit bien puisque la vision par superposition est censée donner une très grande sensibilité aux luminances, et des Décapodes macroures et anomoures, ce qui se comprend mal car on ne voit pas *a priori* pourquoi une Langouste aurait besoin d'une plus grande sensibilité qu'une Libellule.

Il nous faut maintenant expliquer pourquoi les cônes cristallins de ce type d'œil courbent les faisceaux de lumière. EXNER l'explique d'une façon très élégante en adoptant encore la description de MATTHIESSEN d'un cône cristallin formé d'un axe à fort indice entouré d'une écorce à faible indice. La figure I - 4 nous montre un tel cône cristallin, représenté sous forme de cylindre ce qui ne change rien au raisonnement physique. Supposons donc un cône analogue à celui de la figure I - 2, de même diamètre et de même indice, mais deux fois plus long. Alors l'onde Ω va converger et va venir former un foyer image F'. Puis, les rayons vont continuer leur chemin et diverger à partir de F'. Finalement, à la sortie, nous aurons de nouveau une onde plane Ω'. Le cône cristallin est donc un système afocal de grandissement 1. La théorie de ce système est faite dans les traités d'optique classique. On peut aisément montrer que le rayon incident R repart selon R' tel que R et R' font avec l'axe optique du système des angles égaux en valeur absolue et de sens opposé. On conçoit donc que si les indices sont convenables, le pont objet A aura une pseudo-image en A'. On trouvera dans EXNER une discussion des cas possibles.

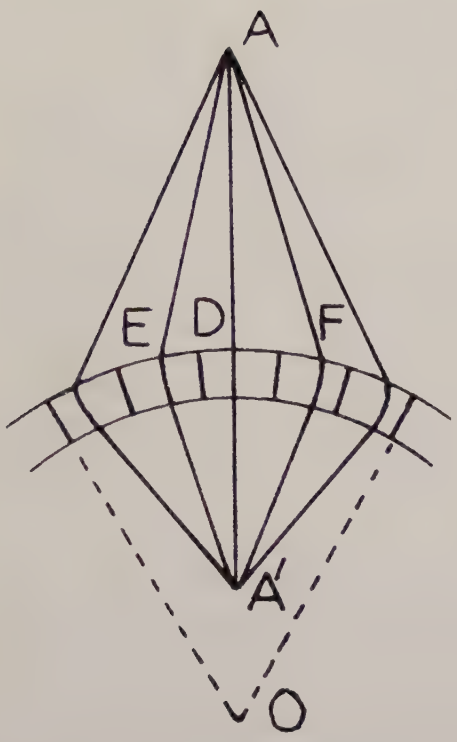

Figure I - 3
Vision par superposition selon S. EXNER

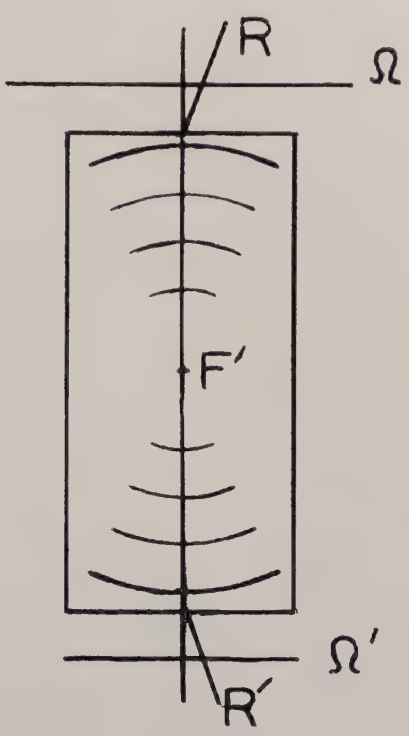

Figure I - 4
Cône cristallin afocal selon S. EXNER.

Cette théorie suppose que les rayons peuvent se propager librement entre leur sortie du cône cristallin et leur arrivée sur les cellules visuelles. Cela nécessite l'absence du pigment, ou du moins la présence d'une très faible quantité de pigment. De toute manière, la présence du milieu aqueux d'indice relativement élevé autour des cônes cristallins doit entraîner de fortes pertes par réflexion et diffusion, et il semble extrêmement douteux, sur le seul plan de l'optique, que l'on obtienne réellement une pseudo-image. Tout au plus doit-on s'attendre à une concentration de la lumière sans pseudo-images à proprement parler. Il est classique d'affirmer que le même animal peut avoir les deux types de vision selon le déploiement de ses cellules pigmentaires : en vision à forte luminance, le pigment remonte le long de l'ommatidie et l'œil fonctionne par opposition ; au contraire, en vision à faible luminance, le pigment descend, les rayons peuvent se propager librement et l'œil fonctionne par superposition.

Il est difficile, par le simple aspect extérieur, de décider du type d'œil auquel on a affaire. C'est pourtant ce que fait EXNER qui classe les espèces selon des critères qui ne sont pas évidents. Il est clair que l'expérience cruciale consiste à mesurer les indices du cône cristallin : si dans une espèce, les cônes cristallins sont formés, comme le postule EXNER, d'un noyau à fort indice entouré de couches à indices décroissants, alors on *peut* avoir l'un ou l'autre type de vision, le tracé précis des rayons permettant de trancher entre les deux. Si au contraire, les mesures indiquent que les cônes sont formés d'une substance optiquement homogène, alors la vision par superposition est strictement impossible, puisque les cônes ne pourront sûrement pas se comporter comme des systèmes afocaux. Nous disons bien vision par superposition et non pas vision en mosaïque. En effet, le découpage de l'espace par les différentes ommatidies fonctionnant en vision par opposition ne suppose absolument par la structure hétérogène des cônes cristallins. On peut très bien concevoir que les ommatidies découpent l'espace par leur simple disposition géomètrique. Nous n'en voulons pour preuve que la mise au point récente par l'industrie de systèmes optiques à fibres conductrices de lumière. Ces optiques constituées par un assemblage de fibres de verre à fort indice, mais homogènes, découpent l'espace comme pourrait le faire un œil à facettes. On conçoit donc l'impérieuse nécessité de déterminer ces indices. Si jusqu'à ce jour, personne ne l'a fait, c'est faute de disposer du matériel adéquat. Signalons toutefois que WATERMAN, examinant des cônes cristallins de Crustacés au microscope à contraste de phase, qui justement permet, sans les mesurer, d'avoir une idée des indices, signale que les cônes lui paraissent optiquement homogènes. Or, ces yeux de crustacés sont justement pris comme type d'œil par superposition.

En 1886, L. MATTHIESSEN publia la description du cristallin arthropodien qui est à la base de la théorie d'EXNER. Voici son calcul, avec quelques modifications de notation. MATTHIESSEN suppose le cristallin de révolution et formé de couches coaxiales d'indice croissant continûment de la périphérie à l'axe. La loi de variation de l'indice est parabolique et représenté par l'expression :

$$n = N_1 \left(1 + \zeta \frac{b^2 - y^2}{b^2} \right) = N_m \left(1 - \frac{\zeta}{1+\zeta} \frac{y^2}{b^2} \right)$$

où N_1 est l'indice de réfraction de la couche cristallinienne superficielle, N_m l'indice dans l'axe, b le rayon du cristallin, assimilé à un cylindre et non pas à un cône. Cette expression, dit MATTHIESSEN, représente l'indice du cristallin humain, et on peut l'appliquer au cristallin arthropodien. Pour calculer le trajet d'un rayon dans ce cylindre, MATTHIESSEN distingue deux cas :

1° Le rayon est contenu dans une section normale du cylindre.

2° Le rayon est contenu dans une section axiale.

Dans le premier cas, on trouve en général que le système est astigmate, et qu'il fonctionne comme une lentille cylindrique utilisée en ophtalmologie pour corriger les astigmatismes. Les lignes de niveau que rencontre le rayon LO (fig.I - 5) sont des cercles concentriques. Par conséquent, le trajet de la lumière dessinera une courbe symétrique. Pour obtenir une équation différentielle générale de la trajectoire du photon, prenons des coordonnées polaires ON = x et CQ = y. Soit Q un point de la trajectoire et P un point de la trajectoire infiniment voisin de Q. De même soit dx l'élément différentiel NN_1 de l'arc ON, dξ l'élément différentiel correspondant de l'arc de la ligne de niveau passant par Q et dy l'élément différentiel du rayon vecteur y. En désignant par r le rayon du cylindre CO, on a :

$$d\xi = \frac{y}{r}\, dx$$

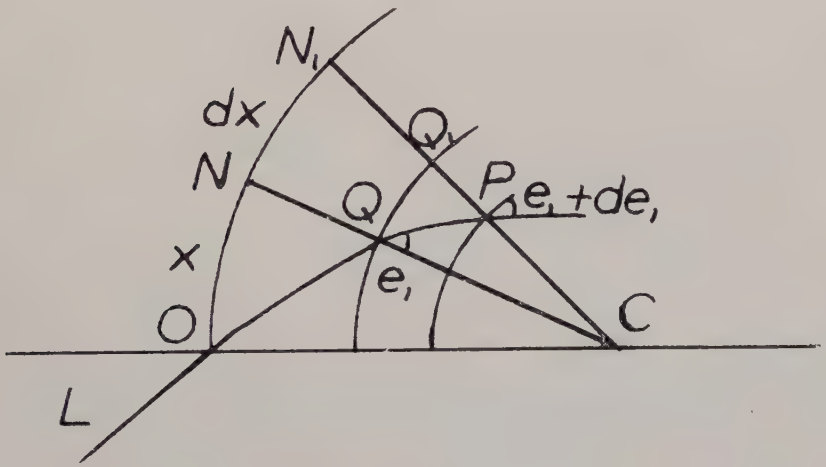

Figure I - 5

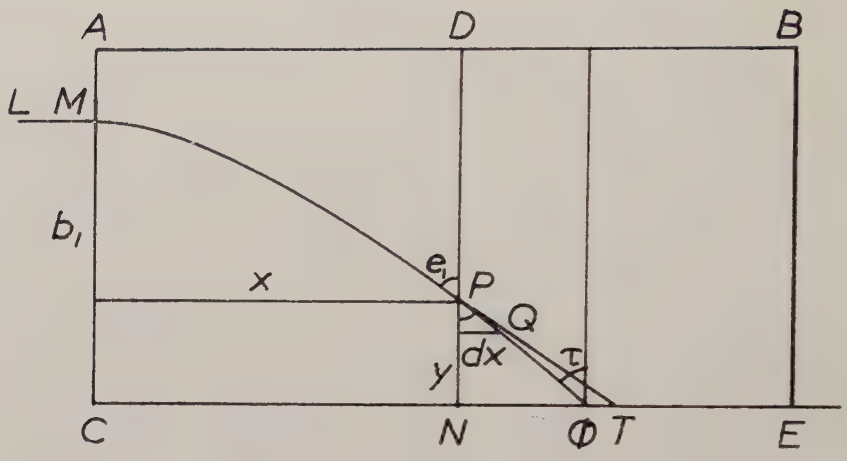

Figure I - 6

Si on désigne par e_1 l'angle d'incidence CQP en Q, par $e_1 + de_1$ l'angle d'incidence en P, on s'aperçoit que la différentielle de_1 se compose de la somme de deux quantités indépendantes, la première exprimant la variation des coordonnées quand on passe de Q à P, la seconde exprimant la différence d'indice entre Q et P. On a donc :

$$de_1 = \frac{\delta e_1}{\delta \xi} \, d\xi + \frac{\delta e_1}{\delta n} \, dn$$

On tire la première dérivée partielle de la relation :

$$e_1 = \text{arc cotg} \left(- \frac{dy}{d\xi} \right)$$

soit :

$$de_1 = \frac{d\left(\frac{dy}{d\xi} \right)}{1 + \left(\frac{dy}{d\xi} \right)^2}$$

Afin de déterminer la valeur du second membre de cette équation, cherchons l'équation différentielle du second ordre d'une droite, par exemple de la tangente en O à la trajectoire, en coordonnées polaires. Son équation est :

$$y \sin \left(\tau_0 + \frac{x}{r} \right) = r \sin \tau_0$$

Différentions cette relation, il vient :

$$\operatorname{cotg} \left(\tau_0 + \frac{x}{r} \right) = - \frac{r}{y} \frac{dy}{dx} = - \frac{dy}{d\xi}$$

ou

$$\operatorname{arc\,cotg} \left(- \frac{dy}{d\xi} \right) = \tau_0 + \frac{x}{r}$$

Différentions encore une fois, afin de faire disparaître la constante τ_0 et nous obtenons :

$$\frac{d \left(\frac{dy}{d\xi} \right)}{1 + \left(\frac{dy}{d\xi} \right)^2} = \frac{dx}{r} = \frac{d\xi}{y}$$

d'où nous tirons la valeur de la première dérivée partielle :

$$\frac{\delta e_1}{\delta \xi} = \frac{1}{y}$$

On tire la seconde dérivée partielle de la relation classique :

$$n \sin e_1 = \text{cte}$$

ce qui donne, par différenciation :

$$\frac{\delta e_1}{\delta n} = - \frac{1}{n \operatorname{cotg} e_1} = \frac{d\xi}{n\, dy}$$

La différentielle totale de de_1 sera donc :

$$de_1 = \left(\frac{dy}{y} + \frac{dn}{n} \right) \frac{d\xi}{dy} \qquad (2)$$

ou

$$\frac{dy}{d\xi} de_1 = - \operatorname{cotg} e_1 \, de_1 = \frac{dn}{n} + \frac{dy}{y}$$

dont l'intégrale est :

$$n y \sin e_1 = N_1 r \sin \tau_0 = N_0 r \sin \tau_1 \qquad (3)$$

où N_0 est l'indice du milieu dans lequel est plongé le cristallin. On tire de ces relations la relation suivante :

$$\frac{y}{r^2 N_1^2 \sin^2 \tau_0} - 1 = \operatorname{cotg}^2 e_1 = \left(\frac{dy}{d\xi} \right)^2$$

d'où par comparaison avec la relation :

$$y dx = r d\xi$$

l'équation différentielle en coordonnées polaires :

$$\left(\frac{dy}{dx} \right)^2 = \frac{y^2}{r^2} \left(\frac{y^2 n^2}{r^2 N_1^2 \sin^2 \tau_0} - 1 \right) \qquad (4)$$

On peut porter dans cette relation la valeur de n en fonction de y et chercher la plus petite distance de la trajectoire au centre C. Cette plus petite distance se produit pour $e_1 = 90°$ et $\frac{dy}{dx} = 0$.

Alors :

$$\frac{y_0^2}{r^2 \sin^2 \tau_0^2} \left(1 + \zeta \frac{r^2 - y^2}{r^2} \right)^2 - 1 = 0$$

Pour avoir des lignes de niveau rectilignes, faisons $\lim \left(\frac{y}{r} \right) = 1$.

Les coordonnées polaires se transforment en coordonnées cartésiennes et les équations (3) et (4) deviennent respectivement :

$$n \sin e_1 = N_1 \sin \tau_0 \qquad (5)$$

et

$$\left(\frac{dy}{dx} \right)^2 = \frac{n^2}{N^2_1 \sin^2 \tau_0} - 1 \qquad (6)$$

Cette dernière formule (6) permet à MATTHIESSEN de calculer la trajectoire dans le second cas, c'est-à-dire dans le cas où le rayon se trouve dan sle plan de section axiale du cylindre. Considérons en effet (fig. I - 6) le rayon LM tombant sur le cylindre, MP φ son trajet dans le cylindre, P un point quelconque de ce trajet et Q un point infiniment voisin de P sur ce trajet. L'équation (5) donne :

$$n \sin e_1 = N = N_m \sin \tau$$

où τ est l'angle d'incidence du rayon au foyer φ, étant admis que le cylindre est assez long pour que le rayon coupe son axe. De même, l'équation différentielle (6) nous donne :

$$- \frac{dy}{dx} = \sqrt{\frac{n^2}{N_m^2 \sin^2 \tau} - 1}$$

Afin de pouvoir intégrer cette expression, introduisons la valeur de n. Nous admettrons par la suite que la quantité ζ est très petite par par rapport à l'unité, et ne dépasse pas la valeur 0,03. Soit $CM = b_1$ l'ordonnée du sommet de la trajectoire et soit N l'indice en M. On a alors :

$$N = N_1 \left(1 + \zeta \frac{b^2 - b^2_1}{b^2} \right) = N_m \left(1 - \frac{\zeta}{1 + \zeta} \frac{b^2_1}{b^2} \right)$$

$$N = N_m \sin \tau$$

d'où

$$\sin \tau = 1 - \frac{\zeta}{1 + \zeta} \frac{b^2_1}{b^2}$$

En négligeant les puissances de ζ égales ou supérieures à 2, on calcule :

$$n^2 = N^2 \left(1 + 2\zeta \frac{b^2 - y^2}{b^2} \right)$$

d'où on tire :

$$- dx = \frac{b}{\sqrt{2\zeta}} \frac{d\left(\frac{y}{b_1}\right)}{\sqrt{1 - \left(\frac{y}{b_1}\right)^2}}$$

L'intégration nous donne :

$$-x = \frac{b}{\sqrt{2\zeta}} \arcsin \frac{y}{b_1} + cte$$

Faisons $y = b_1$ pour $x = O$ et $x = a_1$ pour $y = O$. On a :

$$cte = a_1 = \frac{\pi}{2} \frac{b}{\sqrt{2\zeta}}$$

valeur qui représente l'abscisse du point φ où le rayon coupe l'axe du cylindre. Cette valeur ne dépend pas de b_1, ce qui signifie que tous les rayons tombant sur le cylindre parallèlement à son axe vont venir passer par le point φ. Le cylindre va donc se comporter comme un système convergent de foyer φ. L'équation générale de ces rayons est :

$$x = \frac{b}{\sqrt{2\zeta}} \arccos \frac{y}{b_1} = \frac{b}{\sqrt{2\zeta}} \arccos \frac{b_1 - \eta}{b_1}$$

ou

$$y = b_1 \cos \frac{x\sqrt{2\zeta}}{b}$$

ce qui montre que le rayon parcourra un trajet sinusoïdal. Dans le cas où la longueur du cylindre est plus petite que son diamètre 2 b, et compte tenu de la très faible valeur de ζ devant l'unité, on peut écrire :

$$\frac{b_1 - \eta}{b_1} = \cos \frac{x\sqrt{2\zeta}}{b} = 1 - \zeta \frac{x^2}{b^2}$$

soit :

$$x^2 = \frac{b^2}{b_1 \zeta} \eta$$

La trajectoire est parabolique.

Matthiessen continue son calcul par l'étude des lentilles obtenues en coupant le cylindre par deux plans perpendiculaires à son axe et séparés par une distance petite par rapport à la valeur a_1 donnée par l'équation (7). Ces considérations sont sans intérêt pour notre sujet. Par contre, l'équation (7) elle-même, est fort intéressante. En effet, à notre connaissance, personne, et surtout ni Matthiessen ni Exner, n'a tiré les conséquences numériques de cette équation.

L'équation (7) nous montre donc que les rayons vont venir former un foyer en φ à la distance a_1 de leur entrée dans le cylindre. L'équation (8) précise que le trajet de ce rayon est sinusoïdal. On conçoit donc sans difficulté qu'Exner ait pu introduire la description de Matthiessen dans sa théorie. Il suffit d'admettre, en effet, que dans l'œil par opposition, les cristallins soient constitués de telle manière que l'entrée du rhabdome coïncide avec le foyer φ. Dans le cas de l'œil par superposition, la longueur du cristallin est double, c'est-à-dire que cette longueur est égale à 2 a_1 : il est clair alors qu'un faisceau de rayons parallèles va ressortir du cristallin sous la forme d'un faisceau de rayons parallèles. La théorie est parfaitement cohérente. Mais introduisons les valeurs numériques. Prenons un cristallin réel, par exemple celui d'*Aristeus antennatus,* dont on trouvera une description détaillée plus loin. Ce cristallin a une longueur approximative de 0,1 à 0,15 mm, une épaisseur de 25 à 30 µm. Quoique ce cristallin soit parallélépipédique, assimilons-le à un cylindre de 100 µm de longueur et de 30 µm de diamètre. Comme *Aristeus antennatus* est considéré par tous les zoologistes comme possédant un œil par superposition, nous avons $a_1 = 50$ µm. Portons ces valeurs dans (7) :

$$50 = \frac{\pi}{2} \frac{15}{\sqrt{2\zeta}}$$

ce qui donne, tous calculs effectués, pour ζ la valeur :

$$\zeta = 0{,}106$$

Admettant pour ce cristallin un indice N_1 égal à celui du cristallin humain, soit $N_1 = 1{,}375$ (Le Grand), on trouve pour l'axe la valeur extrêmement élevée $N_m = 1{,}481$. Pour le cristallin humain, Le Grand donne comme valeur pour le noyau embryonnaire $N_m = 1{,}40$ à $1{,}41$. Prenons maintenant le cas d'un œil par apposition, par exemple l'œil de l'Abeille. Le cristallin est à peu près aussi large que long, on a donc :

$$a_1 = \frac{\pi}{4} \frac{a_1}{\sqrt{2\ \zeta}}$$

ce qui donne pour ζ la valeur :

$$\zeta = 0{,}31$$

Les différents cristallins donnent des valeurs du même ordre. Ces chiffres appellent immédiatement deux remarques.

Tout d'abord, ils rendent le calcul de Matthiessen sans valeur. En effet, Matthiessen postule que ζ est au maximum égal à 0.03. Les valeurs rendues nécessaires par les dimensions réelles des cristallins sont de trois à dix fois plus élevées. Cela, bien sûr, ne veut pas dire qu'on ne puisse pas imaginer des cylindres à indice variable capables de faire converger les rayons, mais simplement que le cylindre de Matthiessen serait entaché d'énormes aberrations de sphéricité. On pourrait toujours décrire un cristallin en développant en série la valeur des indices jusqu'à des puissances suffisantes, disons jusqu'à la quatrième comme Gullstrand, mais on ne voit pas très bien quel serait l'intérêt biophysique d'un tel calcul. C'est une des raisons qui nous ont dissuadé de le tenter, la seconde étant que nos mesures interférométriques ne nous ont jamais montré l'existence de cristallins du type Matthiessen.

La seconde remarque est la grande valeur de l'indice selon l'axe. Cette valeur devrait être de 1,48 pour *Aristeus*, de 1,68 pour l'Abeille. Il n'est pas impossible de supposer des substances ayant des indices aussi élevés, il est par contre difficile d'admettre de telles variations sur des distances aussi courtes, de l'ordre d'une quinzaine de micromètres. On peut admettre la superposition de deux couches de constitution très différente au contact l'une de l'autre, non pas un tel gradient à la fois très grand et surtout continu. De tels chiffres rendent suspecte la théorie d'Exner et Matthiessen. De toute façon, de tels gradients

sont très au-dessus des erreurs de mesure à l'interféromètre Nomarski et, ainsi qu'on le verra plus loin, nous ne les avons pas observés dans les cristallins que nous avons étudiés. Encore une fois, il y a lieu de s'étonner que personne n'ait songé à faire le calcul.

Théorie de BURTT et CATTON.

Ces auteurs expérimentant sur trois espèces d'Insectes, trouvent une acuité visuelle plus grande que celle qui est communément admise. Les espèces étudiées étaient le Criquet *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. et deux Diptères *Calliphora erythrocephala* et *Phormia terranovae*. L'expérience consiste à présenter à l'œil des mires de FOUCAULT et à déplacer vivement les mires dans leur plan et à recueillir les potentiels d'action. BURTT et CATTON obtiennent des réponses pour des séparations angulaires des mires de l'ordre de 0,2 à 0,3 degrés, alors que, disent les auteurs, le pouvoir séparateur déterminé par les expériences de comportement, est de l'ordre du degré. La différence est trop importante pour n'être pas significative et serait due au mouvement relatif de l'œil et de la mire.

Ces travaux nous paraissent soulever une remarque importante, à savoir qu'il est parfaitement abusif de confondre le pouvoir séparateur, tel qu'il a été déterminé par le comportement avec le pouvoir séparateur pour une mire mobile. Dans le premier cas, on a affaire, outre le réel pouvoir séparateur de l'œil, à toute une série de mécanismes psychophysiologiques. Dans le second cas, le problème n'est qu'apparemment plus simple. On sait très bien en effet que chez l'Homme les notions de pouvoir séparateur et d'acuité visuelle sont délicates à définir. Par exemple, on obtient des valeurs très différentes selon que le test est une mire de FOUCAULT, un anneau de LANDOLT, l'ensemble de deux points noirs sur fond blanc, de deux points blancs sur fond noir, et que les acuités d'alignement et stéréoscopiques sont différentes. Citons par exemple, les chiffres donnés par Y. LE GRAND. « En fait, dit Le Grand, les valeurs optimums qu'on a constatées pour les tests simples sont approximativement les suivantes : point noir, 14" ; fil noir, 0,5" ; deux points, 1,3' ; deux fils, 40" ; mire de Foucault, 35" ; anneau de Landolt, 24" ». Voici, toujours citées par LE GRAND, d'autres chiffres : l'acuité d'alignement est de l'ordre de 10" tant pour des fentes éclairées que pour des traits noirs sur fond blanc ; pour Stratton on a 5" et pour Best, 2,5" pour 80 % des sujets. Voici maintenant les seuils pour la perception du mouvement : dans le cas où l'œil est fixe et l'objet mobile, et en vision fovéale, le minimum de déplacement perceptible est presque du même ordre que l'acuité d'alignement, soit quelques

secondes d'arc dans les meilleurs cas et 20" environ dans les conditions courantes. On voit que la différence entre l'acuité déterminée par la mire de Foucault et l'acuité de vision du déplacement sont dans le même rapport que les chiffres donnés par BURTT et CATTON, et qu'il n'y a donc pas de raison urgente pour faire intervenir une nouvelle théorie de la vision des Insectes.

Quoiqu'il en soit, la théorie de BURTT et CATTON consiste essentiellement en ceci. La cornée est assimilée à un réseau de diffraction. On montre, en sommant les vibrations sinusoïdales émises par chaque fente, que l'image du réseau se forme à distance finie. L'image s'obtenant par la somme d'une série de fonctions sinusoïdales, c'est-à-dire par une série de Fourier, on appelle cette image réelle, image de Fourier. Dans le cas de l'œil à facettes, on aurait formation d'une image analogue. Notons que le réseau doit être éclairé en lumière cohérente, ce qui n'est pas une restriction dans le cas de l'œil de l'Insecte en raison de ses faibles dimensions géomètriques. La formation de l'image de la mire de Foucault, dans la théorie de BURTT et CATTON, a été calculée par G.-L. ROGERS.

La théorie de BURTT et CATTON est donc une vision par superposition d'un type un peu particulier. A la différence d'EXNER, qui postulait des cristallins du type MATTHIESSEN, la théorie de BURTT et CATTON postule que derrière la cornée se trouve un milieu homogène. Une telle homogénéité est en effet nécessaire pour que puisse se former l'image de Fourier. C'est la raison essentielle de notre opposition à cette théorie.

CHAPITRE II

PRINCIPE DE LA METHODE UTILISEE ET TECHNIQUE SUIVIE

Notre but principal ayant été de vérifier la théorie de la vision en mosaïque d'Exner, et plus particulièrement de vérifier la différence classique entre vision par apposition et vision par superposition, il était nécessaire de tracer le trajet des rayons lumineux dans l'ommatidie, et pour cela il était primordial de mesurer les indices de réfraction. A cet effet, et l'ommatidie ayant été préparée comme il sera indiqué plus loin, nous avons examiné les milieux transparents au moyen de l'interféromètre inventé par G. Nomarski et commercialisé par les Microscopes Nachet.

I. - THEORIE DE L'INTERFEROMETRE.

L'inventeur n'ayant donné de son appareil qu'une description sommaire, nous avons cru bon d'en établir une théorie plus approfondie, théorie rendue nécessaire par la diversité des aspects observés. L'interféromètre Nomarski a été inventé en vue de déterminer les indices de milieux homogènes — essentiellement des minéraux et des productions de l'industrie — et son application à des milieux *a priori* hétérogènes nécessitant quelques précautions.

L'appareil est essentiellement constitué par un microscope Nachet 300 auquel est ajouté, d'une part, une fente au foyer objet du condenseur ; d'autre part, et au-dessus de l'objectif, une lame polarisante Polaroid, polarisant la lumière à 45° de la fente, un prisme biréfringent de Wollaston formé de deux coins de quartz dont les lignes neutres sont croisées et respectivement parallèles et perpendiculaires à la fente, enfin une seconde lame polarisante Polaroid orientée perpendiculairement à la première. Si le Wollaston n'existait pas, l'objectif donnerait de la fente une image réelle à son foyer image S'. L'interposition du Wollaston entraîne un dédoublement symétrique de cette image en S'_1 et S'_2. La lumière naturelle en provenance de la fente S est polarisée par le premier Polaroid et, en raison de l'orientation convenable des axes du Wollaston, se dédouble à la sortie du Wollaston en deux ondes

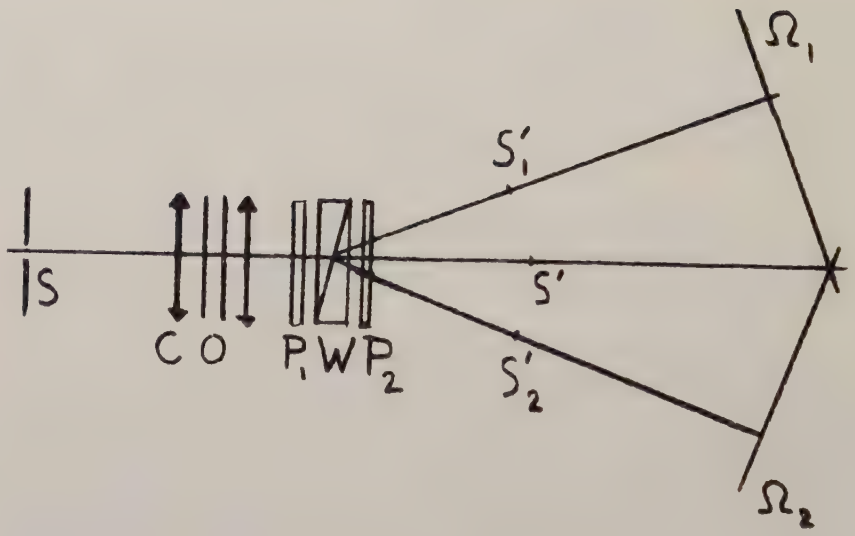

Figure II - 1. — Schéma de l'interféromètre.

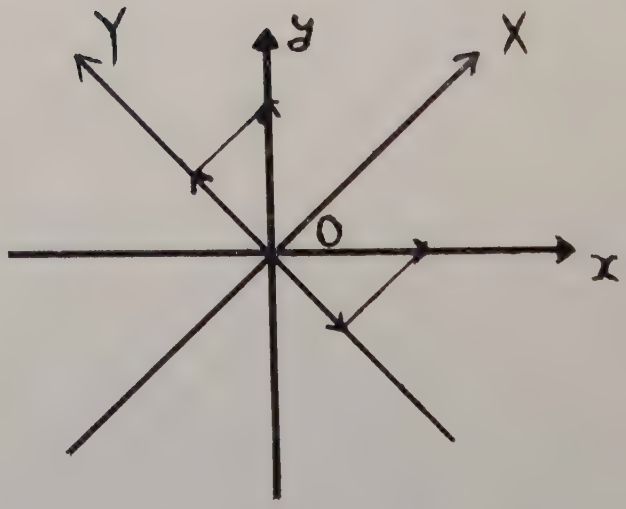

Figure II - 2

sphériques centrées respectivement en S'_1 et S'_2, polarisées à angle droit et transportant le même flux. Ces deux ondes, justement parce qu'elles sont polarisées à angle droit, ne peuvent pas interférer. (Expérience de FRESNEL et ARAGO). On les rend capables d'interférer en rétablissant leur parallèlisme par le second polaroid. Les deux images S'_1 et S'_2 vont maintenant jouer le rôle de deux sources synchrones. Un raisonnement simple montre qu'elles sont en opposition de phase. En effet, et compte tenue des propriétés connues du prisme de Wollaston, les vecteurs de Fresnel des deux ondes sortant du Wollaston sont en phase mais perpendiculaires. Représentons en effet par Ox, la direction de la fente et du vecteur de Fresnel de l'une des ondes sortant du Wollaston, par Oy la direction du vecteur de Fresnel de l'autre onde, par OX la direction du vecteur de Fresnel de la lumière après passage dans le premier polaroid et par OY la direction du vecteur de Fresnel de la lumière sortant du second polaroid. Les vecteurs de coordonnées (x_0 sin ωt, O) et (O, x_0 sin ωt) respectivement portés par Ox et Oy représentent les vecteurs de Fresnel des deux ondes sortant du Wollaston. Le passage par le second polaroid va conserver la seule composante selon OY et on voit sur la figure que nous obtenons deux vecteurs dont les composantes dans le système de référence OX, OY sont (O, x_0 sin ωt cos $\frac{\pi}{4}$) et (O, $-x_0$ sin ωt cos $\frac{\pi}{4}$). Les deux sources secondaires S'_1 et S'_2 sont donc bien en opposition de phase.

Supposons maintenant que nous n'ayons pas interposé d'objet entre le condenseur et l'objectif du microscope. Alors les ondes, après passage par S'_1 et S'_2 sont sphériques et tout se passe comme dans l'expérience des bilentilles de Billet : les ondes vont interférer, et nous allons obtenir un système de franges d'interférence à peu près linéaires (en réalité hyperboliques) non localisées et de centre noir, en raison de l'opposition de phase des deux sources. L'oculaire et le système dioptrique de l'œil ou de l'appareil photographique donneront l'image d'un plan perpendiculaire à l'axe optique du microscope et on aura finalement un système de franges parallèles à la fente S, la frange centrale étant noire. Les photographies que nous donnons par la suite permettront de se familiariser avec cet aspect. Notons que rien n'oblige à disposer perpendiculairement les deux polaroids : deux polaroids parallèles donnent deux vecteurs Fresnel parallèles et en phase, donc deux sources S'_1 et S'_2 en phase, soit finalement un système de franges d'interférence dont la frange centrale serait blanche. Bien entendu, lorsque le microscope est éclairé en lumière blanche, on obtient un système de franges irisées qui, à une très faible distance de la frange centrale, s'évanouissent en un blanc d'ordre supérieur. Pratiquement, avec notre

installation, on obtient une frange centrale bien noire et bien nette, puis, de part et d'autre, une frange noire mais irisée, encore assez nette, enfin quatre ou cinq franges à aspect d'arc-en-ciel. En lumière quasi-monochromatique produite par un filtre interférentiel, on obtient des franges sur toute l'étendue du champ, mais ces franges bien noires et bien nettes au centre, deviennent floues sur les bords par un effet bien connu.

Plaçons maintenant sur la platine du microscope un objet de phase, par exemple un cylindre A d'épaisseur E d'indice n immergé dans un milieu d'indice N. A la sortie du microscope, les deux ondes Ω_1 et Ω_2 sont déformées d'une quantité proportionnelle à la différence de marche E (n - N) et par conséquent les franges d'interférence sont déformées et décalées d'une quantité d. En appelant λ la longueur d'onde de la lumière, on a :

$$\frac{d}{i} = \frac{E\,(n - N)}{\lambda} \qquad (1)$$

ou

$$n = N + \frac{d}{i}\,\frac{\lambda}{E} \qquad (2)$$

i étant l'interfrange. Connaissant λ et N et mesurant d, i et E, on en tire facilement l'indice cherché, dans la direction voulue.

Cas particuliers.

Ils sont au nombre de trois. D'abord indice constant et épaisseur variable ; ensuite, indice variable et épaisseur constante ; enfin, et ce sera parfois le cas des cônes cristallins, indice et épaisseur variables.

A. Objet d'indice constant et d'épaisseur variable. Prenons comme objet une lame à faces parallèles introduisant un retard de phase. A la sortie de l'oculaire, les deux ondes sont planes et font entre elles un angle 2α. Dans un plan contenant l'axe optique du microscope et perpendiculaire à la fente, représentons la trace des ondes Ω_1 et des plans parallèles aux ondes Ω_2 et équidistants de ces ondes. L'intersection des ondes Ω_1 et de ces plans seront bien évidemment les franges d'interférences noires. Ces franges se projettent sur le plan d'observation, par

exemple le plan à l'infini par une simple projection normale. Si nous appelons i' l'interfrange *dans le plan des ondes* Ω_1, l'interfrange *dans le plan d'observation* sera i tel que :

$$i = i' \cos \alpha$$

D'autre part, notre objet de phase a introduit un retard :

$$E\ (n - N) = B'\,B''$$

On trouve, tous calculs faits :

$$AB = d = \frac{B'\,B''}{2 \sin \alpha}$$

soit :

$$d = \frac{E\ (n - N)}{2 \sin \alpha} \qquad (3)$$

Par le même procédé, nous trouvons :

$$2 \sin \alpha = \frac{\lambda}{i}$$

ce qui, par combinaison, nous redonne la formule (1) :

$$\frac{d}{i} = \frac{E\ (n - N)}{\lambda}$$

Les formules (1) ou (3) permettent de calculer le décalage de la frange dans tous les cas, puisqu'il existe une simple relation linéaire entre la variation de chemin optique et ce décalage. On peut donc exprimer analytiquement la variation de chemin optique et en tirer la forme de la frange. Ce procédé conduit à des calculs simples mais fastidieux. Aussi préférons-nous de beaucoup la méthode géométrique, beaucoup plus élégante.

Considérons en effet la figure II - 3. Nous avons raisonné en considérant l'intersection de l'onde ayant subi un retard avec une onde référence plane — ou sphérique à grand rayon, ce qui ne change rien au résultat. Nous avons ensuite projeté cette intersection sur le plan d'observation. Or, dans le cas où l'onde déformée a pris une forme géomé-

triquement simple, il n'est nul besoin d'effectuer un calcul pour déterminer la forme de la frange décalée : il suffit d'appliquer judicieusement les théorèmes sur les intersections de surface dans l'espace. D'une façon plus précise, nous nous trouvons en présence d'un problème de géomètrie descriptive. Examinons quelques cas simples.

a. Lame à faces parallèles homogènes (fig. II - 4). L'onde incidente Ω_1 subit en chaque point un retard de marche E $(n - N)$ et reste donc plane. A la sortie de la lame, l'onde Ω'_1 a la forme représentée. Son intersection avec l'onde de référence Ω_2 est donc formée par un faisceau de droites parallèles qui se projettent sur le plan d'observation en un faisceau de droites parallèles dont évidemment l'écartement est égal à l'interfrange.

b. Sphère homogène (fig. II - 5). On a :

$$GH = BC\ (n - N) = 2\ FC\ (n - N)$$

ce qui nous montre que l'onde Ω'_1 est un demi-ellipsoïde. Suivant les valeurs respectives de n et N, cet ellipsoïde est allongé ou aplati mais son axe est toujours perpendiculaire à Ω_1. Son intersection avec l'onde de référence Ω_2 est évidemment une ellipse dont la projection sur le plan de référence est encore une ellipse dont les axes, par raison de symétrie, sont respectivement parallèles et perpendiculaires au plan de symétrie de l'interféromètre. Dans un cas particulier, cette ellipse se réduit à un cercle. Bien entendu, en général, le demi-ellipsoïde est coupé par plusieurs ondes de référence Ω_2, l'image finale est formée d'un groupe d'ellipses non concentriques.

c. Cylindres. Le raisonnement est le même que dans le cas de la sphère. L'onde prend la forme d'un cylindre à section elliptique. L'intersection de ce cylindre avec l'onde plane de référence donne des demi ellipses d'axe parallèle à l'axe du cylindre qui se projettent en donnant des demi-ellipses. Il est clair que dans le cas b nous avions des ellipses qui pouvaient être entières, tandis que dans le cas c nous obtenons au maximum des demi-ellipses. Le cas du cylindre est particulièrement important en pratique, puisque c'est le cas d'un fil de verre ou de matière plastique, du poil d'un Insecte, etc.

Faisons une remarque au sujet de ces trois cas. Nous avons dit que l'interféromètre dédoublait les images. Nous devons donc considérer, d'une part, l'image formée par l'intersection de l'onde déformée Ω'_1 et de l'onde de référence Ω_2 ; d'autre part, l'image formée par l'intersection de l'onde déformée Ω'_2 et de l'onde de référence Ω_1. Il est donc clair que dans ces trois cas, ces deux images jouent un rôle parfaitement symétrique. On constate effectivement qu'elles sont symé-

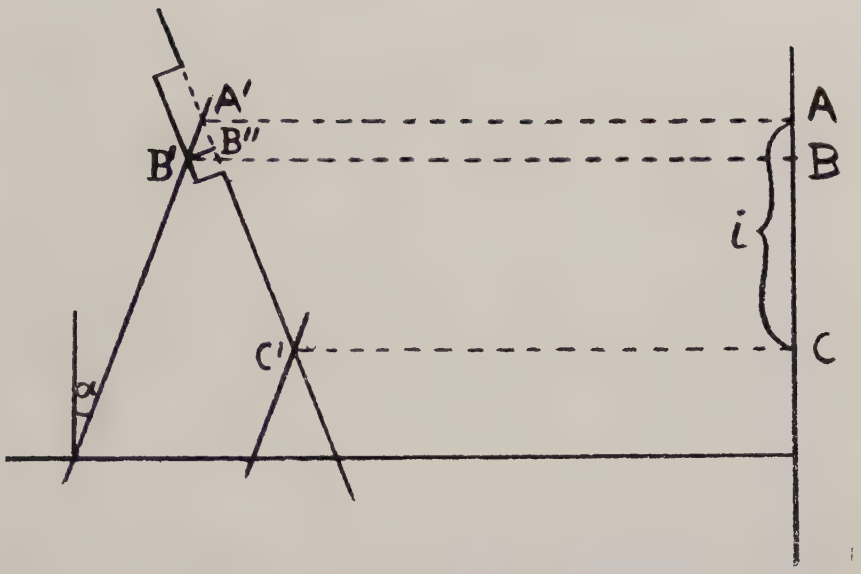

Figure II - 3

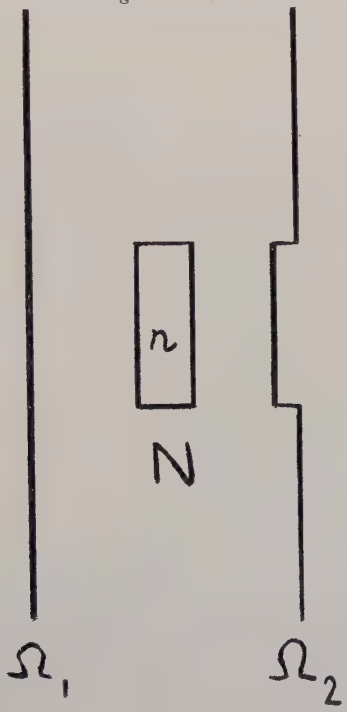

Figure II - 4

triques par rapport à l'axe optique de l'interféromètre. On notera, d'autre part, sur la figure II - 3, que la frange décalée vers le bas pour l'image décalée vers le haut est décalée vers le haut pour l'image décalée vers le bas, et cela dans le cas d'un objet de grand indice immergé dans un milieu de faible indice, et vice versa ; évidemment, pour un objet de faible indice immergé dans un milieu de fort indice. Il n'y a donc pas d'ambiguïté sur le signe de $(n - N)$.

d. Dièdre. Ce serait le cas d'un coin de verre. Le cas le plus simple est celui où l'arête du dièdre est parallèle aux franges (fig. II - 6). Les ondes restent planes et il est clair que nous obtenons encore des franges rectilignes. Mais nous allons voir que maintenant l'interfrange a changé. Soit, en effet, β l'angle du dièdre. En chaque point, l'onde a pris un retard $E\ (n - N)$. Or,

$$E = x \operatorname{tg} \beta$$

x étant la distance du point considéré à l'arête du dièdre. Le retard de l'onde à la distance x de l'arête du dièdre est donc $(n - N)\ x \operatorname{tg} \beta$, ce qui nous donne bien un plan faisant avec l'onde Ω'_1 l'angle λ tel que :

$$x \operatorname{tg} \beta = \operatorname{tg} \gamma$$

On voit sur la figure II - 6 que l'onde déformée fait avec le plan de projection l'angle $\gamma + \alpha$ dans la partie supérieure, mais $\gamma - \alpha$ dans la partie inférieure. On obtiendra donc, dans la partie supérieure, des franges rectilignes distantes de

$$i_1 = \frac{\lambda \cos (\alpha + \gamma)}{\sin (2\alpha + \gamma)}$$

et dans la partie inférieure des franges distantes de

$$i_2 = \frac{\lambda \cos (\alpha - \gamma)}{\sin (2\alpha - \gamma)}$$

Maintenant, l'image n'est plus symétrique. Dans le cas où l'arête du dièdre n'est pas parallèle au plan de symétrie de l'appareil, on obtient encore des droites parallèles avec un interfrange différent dans les deux moitiés de la figure, mais ces droites ne sont plus parallèles à la fente de l'interféromètre.

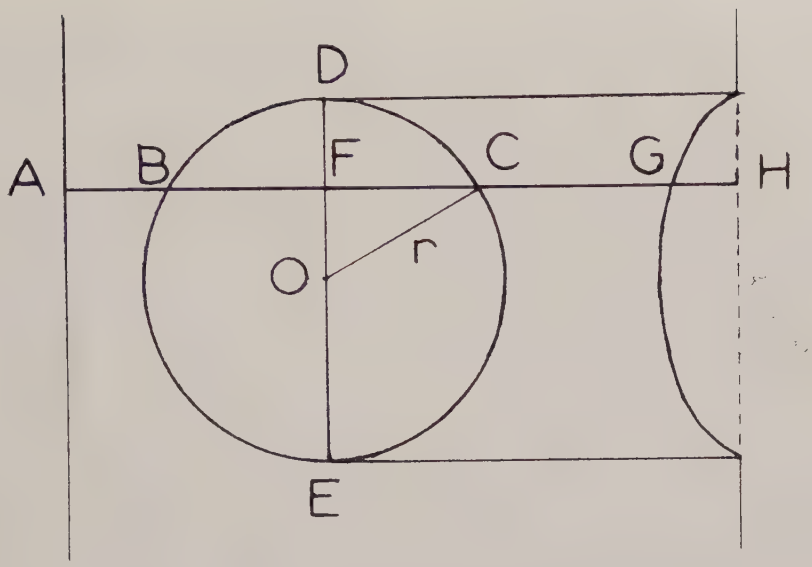

Figure II - 5. — Déformation de l'onde par une sphère.

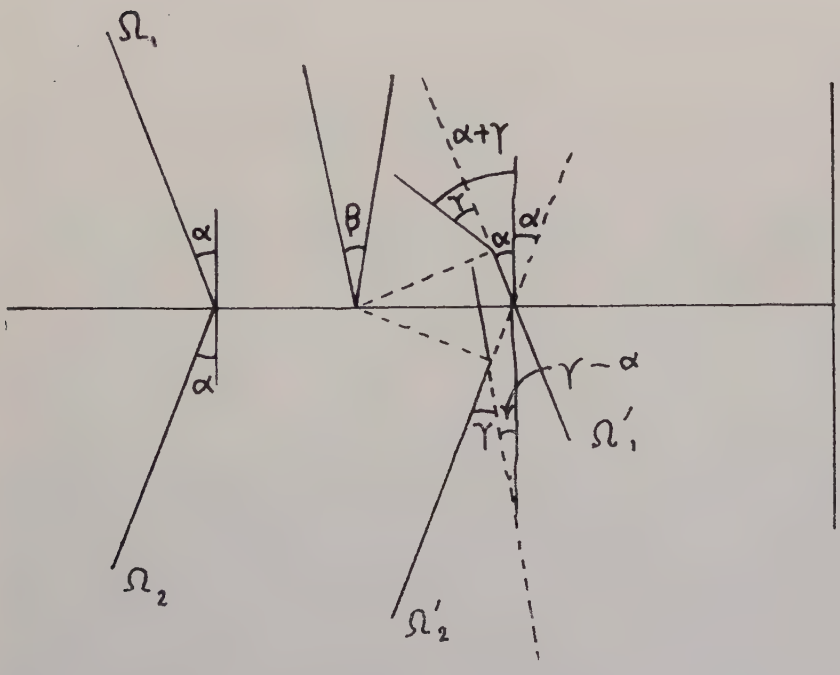

Figure II - 6. — Déformation de l'onde par une dièdre.

e. Cône. Ce cas est extrêmement important en pratique. Après passage dans le cône, l'onde prend la forme d'un cône elliptique, c'est-à-dire d'un cône engendré par l'ensemble des droites s'appuyant sur une ellipse et passant par un point fixe. L'intersection de ce cône avec le plan de symétrie perpendiculaire aux franges non décalées est donnée par la figure II - 6. L'intersection du cône obtenue par déformation de l'onde Ω_1 avec l'onde de référence Ω_2 est évidemment un ensemble de coniques ayant toutes un axe commun, perpendiculaire aux franges non décalées et contenu dans le plan Ω'_1. Ces coniques peuvent être, selon la disposiiton respective du cône et du plan de section, des ellipses ou des paraboles qui, par projection sur le plan d'observation, donneront des ellipses ou des paraboles. En se reportant à la figure II - 6, on voit que si $\gamma = 2\alpha$, on obtient des paraboles dans la partie supérieure et des ellipses dans la partie inférieure qui se projetteront respectivement dans le plan d'observation selon des paraboles et des ellipses. En effet, dans ce cas, le plan d'intersection est parallèle à une génératrice dans la partie supérieure et c'est bien le cas d'obtention de paraboles. Dans tous les autres cas on obtient des ellipses qui, bien entendu, ne sont pas superposables dans les deux parties de la figure. Dans le cas où l'objet, au lieu d'avoir un indice plus élevé que le milieu d'immersion, aurait un indice plus faible, un raisonnement analogue montre que l'on aurait, en haut, des paraboles et en bas des ellipses pour $\gamma = \alpha$ (en valeur absolue. On ne peut obtenir des hyperboles, car il faudrait pour cela que l'axe du cône fût parallèle au plan d'intersection, donc que l'angle α fût nul. Nous rencontrerons plusieurs cas de franges elliptiques, ou à peu près, par exemple dans les cônes cristallins du Pagure et ceux du *Bubas bubalus*. Nous n'avons pas rencontré, pratiquement, de franges paraboliques qui nécessitent $\gamma = 2\alpha$, avec une probabilité très faible. Notons que l'on peut obtenir dans les deux parties de l'image des ellipses (c'est le cas général), mais que si l'on a des paraboles dans une demi-image on a nécessairement des ellipses dans l'autre.

A. *Objet d'épaisseur constante et d'indice variable.* Ce cas est important dans la pratique industrielle où l'interféromètre pourrait être utilisé à l'étude des défauts de lames à faces parallèles. Le raisonnement est simple : l'onde plane incidente est déformée est on obtient un creux dans les zones de faible indice et une bosse (un retard) dans les zones à fort indice. Les franges s'obtiennent encore par intersection avec l'onde plane de référence, puis projection sur le plan d'observation. Il est clair que ces franges sont des lieux d'égal indice. En particulier, les discontinuités d'indice se marquent par des discontinuités dans les franges.

C. *Objet d'épaisseur et indice variables.* C'est évidemment le cas le plus couramment trouvé dans l'étude des milieux oculaires. Nous distinguerons, d'une façon moins arbitraire qu'il ne semble, deux types d'objets : d'abord, ceux dont l'indice présente des discontinuités qui sont, par exemple, constitués de deux milieux homogènes juxtaposés ; puis, ceux qui sont constitués d'une substance dont l'indice varie continûment comme, par exemple, le cône cristallin de MATTHIESSEN.

a. Objet présentant des discontinuités d'indice. Ce cas est extrêmement répandu et c'est pourquoi nous l'étudierons en détail. C'est le cas du cône cristallin de plusieurs Hyménoptères et Lépidoptères. C'est aussi le cas de nombreux poils ou soies animaux ou végétaux, par exemple une soie urticante creuse. La figure II - 7 représente une sphère d'indice n_1 de forme sphérique, concentrique à la première et de rayon R. Le tout est plongé dans un milieu d'indice N. Considérons le rayon FC qui coupe la sphère de rayon r en AB. Le chemin optique selon FC est

$$(FC) = 2\ n_i\ HB + 2\ n_e\ BC$$

Or,

$$BC = HC - HB$$

d'où

$$\begin{aligned}(FC) &= 2\ n_i\ HB + n_e\ (HC - HB) \\ &= 2\,HB\ (n_i - n_e) + 2\,n_e\ HC\end{aligned}$$

Le retard pris par l'onde de rayon FC est donc :

$$\begin{aligned}(FC) - N.FC &= 2\,HB\ (n_i - n_e) + 2\,(n_e\ HC - 2\,N.HC \\ &= 2\,HB\ (n_i - n_e) + 2\,HC\ (n_e - N)\end{aligned}$$

La quantité $2\,HC\ (n_e - N)$ ne diffère pas de celle que nous avions déjà trouvée pour la sphère homogène, elle fournit un ellipsoïde. Dans la partie centrale se surajoute la quantité $2\,HB\ (n_i - n_e)$ qui donne un nouvel ellipsoïde et on voit que l'onde finale a la forme d'un ellipsoïde pourvu, dans sa partie centrale, d'une bosse ou d'un creux ellipsoïdal. La figure II - 7 représente le cas du creux, c'est-à-dire le cas d'une sphère centrale de faible indice entouré de couches de fort indice. L'intersection avec l'onde de référence, puis la forme des franges se déduisent immédiatement : on obtient des courbes composées de deux arcs d'ellipses ainsi que le montre la figure II - 8. Le cas II - 8 b se rencontre beaucoup plus souvent que le cas II - 8 a : nous avons très souvent rencontré les franges en M ou en W caractéristiques des structures

creuses ou à âme à faible indice (soies des Polychètes). Bien entendu, le cas des cylindres concentriques se traite exactement de la même manière que celui des sphères concentriques et donne le même type de franges.

Le cas du cône hétérogène se traite de façon analogue. Nous pouvons avoir tout d'abord deux cônes coaxiaux : l'onde émergente a la forme d'une surface composée de deux cônes elliptiques dont l'intersection avec l'onde plane de référence fournit finalement des franges composées de deux arcs d'ellipses pour une demi-image et de deux arcs d'ellipses ou d'un arc d'ellipse et d'un arc de parabole pour l'autre demi-image. Ou bien nous pouvons avoir un cône pourvu d'une âme cylindrique. Les franges sont analogues à celles que donne le cas précédent. Notons d'ailleurs que la discussion de tous les cas possibles est d'un maigre intérêt, d'une part parce que les structures rencontrées ne sont jamais exactement coniques, ensuite parce que la précision des mesures et la largeur des franges ne permettent pas une détermination exacte de leur forme et qu'en particulier il est vain de prétendre distinguer une ellipse relativement allongée d'une parabole, enfin parce que, ainsi qu'on le verra plus loin, les mesures se font point par point. Il est toutefois essentiel de noter qu'à toute discontinuité d'indice correspond une discontinuité, soit des franges, soit de la pente de leurs tangentes.

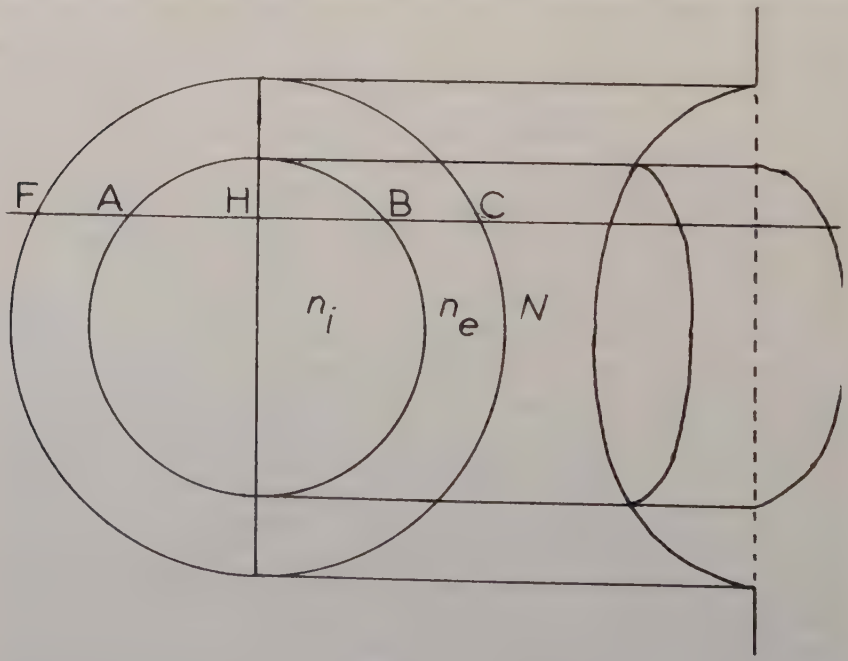

Figure II - 7

Figure II - 8

b. Objet dont l'indice varie continûment. Cône cristallin de MATTHIESSEN. Les franges sont évidemment des arcs continus à dérivées continues. Prenons une sphère dont l'indice varie selon la loi parabolique de MATTHIESSEN (fig. II - 9).

Supposons la quantité ζ petite devant l'unité, de telle sorte que le rayon soit peu dévié. L'élément de chemin optique est

$$dl = n\, dx$$

et en posant (voir la figure)

$$n = N_1 \left(1 + \zeta - \zeta \frac{x^2 + y^2}{b^2} \right)$$

on a pour le chemin optique total :

$$l = \int_{-x_0}^{+x_0} N_1 \left(1 + \zeta - \zeta \frac{x^2 + y^2}{b^2} \right) dx$$

ce qui s'intègre immédiatement :

$$l = 2 N_1 \left(1 + \zeta - \frac{\zeta\, y^2}{b^2} \right) x_0 - 2 N_1 \frac{\zeta}{b^2} \frac{x^3_0}{3}$$

Tenant compte de la relation :

$$x^2_0 = b^2 - y^2$$

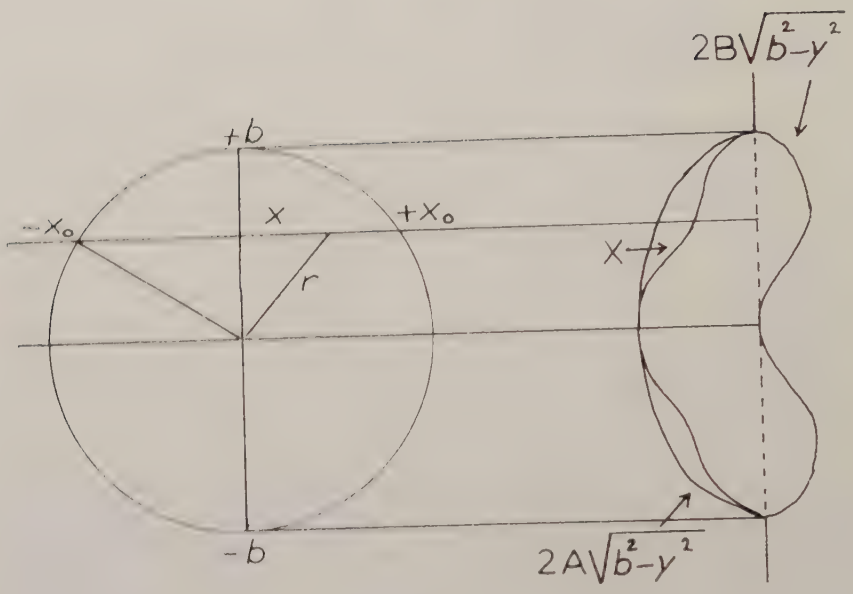

Figure II - 9

et soustrayant $2\,x_o N$, on obtient pour le retard :

$$X = 2\sqrt{b^2 - y^2}\left(N_1 + \frac{2}{3}\varsigma N_1 - N - \frac{2}{3}\frac{\varsigma N_1}{b^2}y^2\right)$$

ce qui peut se mettre sous la forme :

$$X = 2\sqrt{b^2 - y^2}\left(A - By^2\right)$$

Nous avons une courbe résultante somme de deux fonctions :

$$X_1 = 2A\sqrt{b^2 - y^2}$$

qui est une ellipse, et

$$X_2 = 2By^2\sqrt{b^2 - y^2}$$

que nous allons rapidement étudier. Calculons sa dérivée. Nous trouvons :

$$X'_2 = 4B \frac{2b^2 - 3y^2}{\sqrt{b^2 - y^2}} y$$

Cette dérivée s'annule pour les valeurs $y = O$ et $y = \sqrt{\frac{2}{3}}\, b$.

Pour $y = b$, la dérivée est infinie. La figure II - 9 montre les deux courbes ainsi que la courbe résultante. Les franges auront elles aussi cette forme avec deux points d'inflexion symétriques, et cette bosse centrale.

Dans le cas où l'objet est conique et d'indice obéissant à la loi parabolique de MATTHIESSEN, on aura des franges de même forme générale que pour le cylindre, mais dont l'écart sera différent pour les deux demi-images.

c. Système convergent. Soit un système donnant d'un point à l'infini une image ponctuelle à distance finie. Ce peut être, soit un dioptre ou une lentille homogène, soit un dispositif à indice variable (Leimcylinder de MATTHIESSEN). Ce système transforme une onde plane en une onde sphérique. L'intersection de cette onde sphérique par l'onde plane de référence sera un cercle qui se projettera sur le plan d'observation selon une ellipse à grand axe parallèle aux franges. Dans le cas d'un système présentant de l'aberration de sphéricité, l'onde émergente n'est plus une sphère. On peut calculer sa forme par développement en série, selon les formules classiques, et calculer son intersection avec l'onde plane de référence. En réalité, et étant donné les défauts de surfaçage que l'on rencontre réellement et, d'autre part, la largeur des franges, ce calcul ne présente guère d'intérêt. Si l'aberration de sphéricité est très importante, l'onde peut être fortement déformée par rapport à la sphère : dans certain cas, nous avons observé des ondes ayant vaguement la forme de paraboloïdes du quatrième degré. Alors les franges prennent l'aspect de lemniscates.

II. - TECHNIQUE.

Les yeux sont prélevés sur les animaux vivants. On les place dans une goutte d'eau posée sur une lame porte-objet et, à l'aide d'aiguilles montées, on sépare les ommatidies les unes des autres. L'opération n'est évidemment pas toujours possible. Par exemple, dans les yeux par apposition typiques, l'ensemble des ommatidies forme une masse compacte, noyée dans du pigment. Les cônes cristallins se reconnaissent bien parfois, et un passage de l'œil dans le freezer d'un réfrigérateur permet parfois d'enlever les cônes. C'est ainsi que nous avons procédé pour l'Abeille et diverses Guêpes. Dans le cas des yeux par superposition, par contre, la dissection est en général très aisée et les ommatidies se séparent parfaitement. C'est par exemple le cas de divers Crustacés. Les cônes cristallins sont alors transférés dans une autre goutte d'eau, recouverts d'une lamelle et le tout est porté sur la platine de l'interféromètre. Plusieurs photographies sont prises en lumière blanche d'abord, pour qu'il soit par la suite possible de déterminer la position de la frange centrale, puis en lumière monochromatique. Cette lumière est simplement obtenue par interposition sur la lampe du microscope d'un filtre interférentiel. Nous avons utlisé quatre filtres donnant respectivement des longueurs d'ondes de 490 nm (filtre B), 542 nm (filtre G), 585 nm (filtre Y) et 656 nm (filtre R). De nombreuses mesures ont été effectuées directement, sans l'aide de la photographie, au moyen d'un oculaire micrométrique. Sur le même film et avec la même optique est photographié un micromètre objectif. Après développement, le film est étudié au microscope faiblement grossissant qui permet de déterminer l'échelle de la figure, l'interfrange, le décalage des franges peintes sur l'objet, enfin l'épaisseur de cet objet. La détermination de cette épaisseur se fait en supposant l'objet exactement de révolution, et en appliquant le théorème de Pythagore. On introduit toutes ces valeurs dans la formule :

$$\Delta n = \frac{d\,\lambda}{i\,\mathrm{E}}$$

où d est le décalage, λ la longueur d'onde de la lumière, i l'interfrange et E l'épaisseur ; toutes ces quantités étant exprimées dans la même unité, le micromètre en l'occurence. On en tire ensuite la valeur de l'indice :

$$n = \mathrm{N} + \Delta n$$

en appelant N l'indice de l'eau. Pour chaque objet on obtient quatre valeurs pour n, respectivement, n_B, n_G, n_Y et n_R pour les images obtenues avec les filtres B, G, Y et R. On en tire les constringence v défini par l'expression :

$$v = \frac{n_Y - 1}{n_B - n_R}$$

valeur qui ne diffère que d'une quantité du second ordre de la valeur classique

$$v = \frac{n_D - 1}{n_F - n_C}$$

Certains yeux ont été conservés dans une solution étendue de formol. Nous avons vérifié que les résultats ainsi obtenus ne différaient pas d'une façon significative des résultats obtenus sur des yeux analogues frais. Ce fut par exemple le cas pour *Aristeus antennatus, Bubas bubalus, Licinus granulatus,* etc. La substance des cônes cristallins semble donc insensible à cette solution de formol.

Le cas de la cornée est un peu différent. Dans certains cas, nous avons pu mesurer directement son épaisseur, par exemple pour *Squilla mantis* ou *Xylocopa violacea.* Ce fut le cas chaque fois que la cornée était assez épaisse et assez rigide pour qu'on pût la couper à l'aide d'une lame de rasoir et placer la section verticalement sur la lame porte-objet. Le plus souvent, nous avons été contraints à une détermination indirecte. Pour cela, un fragment de cornée est sectionné soigneusement en deux parties au moyen d'une lame de rasoir appliquée bien normalement. Les sections obliques, en effet, entraînent de nombreuses difficultés. L'un de ces fragments est placé dans l'eau, entre lame et lamelle, comme il a été dit pour les cônes cristallins. L'autre est placé sur une lame propre, essoré au papier filtre et mis à sécher à l'air durant quelques minutes. On pose alors sur la lame une goutte d'huile pour immersion et le fragment de cornée est placé dans cette huile. On recouvre d'une lamelle et on porte le tout sur la platine de l'interféromètre. Des photographies sont prises des deux préparations et on a :

$$n = N_1 + \frac{d_1 \lambda}{i E}$$

et

$$n = N_2 + \frac{d_2 \lambda}{i E}$$

où N_1 et N_2 sont respectivement les indices de l'eau et de l'huile, et d_1 et d_2 les décalages dans l'eau et dans l'huile. On en tire l'épaisseur :

$$E = \frac{\lambda\ (d_1 - d_2)}{i\ (N_2 - N_1)}$$

et par suite l'indice. Notons que nous avons presque toujours trouvé pour Δn des valeurs positives, c'est-à-dire que pour les cônes, l'indice est toujours plus grand que pour l'eau, et pour les cornées l'indice est presque toujours plus grand que pour l'huile. L'indice de la cornée est d'ailleurs tellement élevé que bien souvent, lorsque l'épaisseur n'est pas très faible (cas de nombreux Hyménoptères), il est impossible d'obtenir des franges pour les préparations à l'eau. Nous n'avons jamais eu de difficultés pour les cornées placées dans l'huile. Cette huile a un indice pour le filtre jaune :

$$n_Y = 1{,}515$$

Outre les mesures d'indice, nous avons souvent effectué d'autres études. Tout d'abord des études de forme des ommatidies lorsqu'il était possible de bien les séparer. Puis et surtout des études sur le comportement dioptrique de la cornée. Souvent, mais non pas toujours, les facettes cornéennes se comportent comme des systèmes convergents donnant des images réelles d'objets placés à une certaine distance devant elles. Les premières expériences ont été effectuées par Leeuwenhœk et reprises par Exner, et de nombreux auteurs. Pour obtenir des images semblables, nous enlevons le condenseur du microscope et plaçons sur la lampe une pince crocodile. Cet objet est banal dans un laboratoire de biophysique et sa forme bien caractéristique. On verra plus loin les images obtenues. Elles sont toujours très floues en raison des énormes aberrations chromatiques et de sphéricité, ainsi que de la diffraction. Souvent, il est impossible d'obtenir ces images, soit que par suite de leur minceur ou de leur faible courbure, les facettes ne donnent que des images indiscernables, soit qu'au contraire leur convergence soit telle que les images sont minuscules et perdues dans la diffraction. C'est le cas des Coléoptères. Indépendamment des mesures d'indice, l'étude de la forme des franges est pleine d'enseignements. Certes, il n'est pas question de déterminer exactement la forme de la frange et d'établir l'équation de la courbe la représentant au mieux pour essayer d'entrer dans l'un des cas étudiés théoriquement plus haut. D'abord, la frange a une largeur non négligeable qui rendrait très imprécise une détermination mathématique. Ensuite et surtout, nous ne connaissons pas la forme exacte des cristallins, jamais exactement cylindriques ni coniques. On peut seulement espérer qu'ils sont de révolution (cas des

Insectes) ou parallèlipipédiques (cas des Crustacés). C'est donc point par point que l'on a déterminé les indices. Cependant, la forme de la frange nous donne une indication sur le degré d'homogénéité de la substance. En effet, si les franges sont bien régulières, sans points d'inflexion, on peut en conclure que la substance est, soit homogène, soit continûment variable. Si, au contraire, on observe une cassure de la frange, c'est évidemment qu'existe une surface de discontinuité dans l'indice (cas de plusieurs Insectes). Enfin, si les franges sont rectilignes, cela est la preuve que l'on a affaire, sauf hasard hautement improbable, à une lame à faces parallèles ou à un dièdre homogène (cas de plusieurs Crustacés). Les franges des facettes sont en général courbes, à peu près elliptiques, et on a vu que le rayon de courbure donne une idée de la convergence du dioptre cornéen. Les photographies que nous donnons par la suite illustrent différents cas : convergence très faible ou au contraire convergence très forte, les franges ayant la forme d'ellipses quasi-circulaires que l'on voit dans leur totalité. Dans d'autres cas, on des franges cornéennes en forme d'ovales ou même de lemniscates, marque d'une très forte aberration de sphéricité.

III. - CALCUL DES ERREURS.

De la relation fondamentale :

$$\Delta n = \frac{d\,\lambda}{i\,E}$$

nous tirons :

$$\frac{\delta\,\Delta n}{\Delta n} = \frac{\delta\,d}{d} + \frac{\delta\,\lambda}{\lambda} + \frac{\delta\,i}{i} + \frac{\delta\,E}{E}$$

Evaluons chacune de ces erreurs relatives.

a. *Erreur sur la longueur d'onde de la lumière.*

Nous n'avons pas déterminé nous-mêmes la bande passante des quatre filtres, mais simplement utilisé les indications du constructeur, la Société Balzers. Les filtres utilisés ont une bande passante de 10 à 12 nm, et le sommet de la courbe de transmission est défini à 1 nm. On peut donc prendre comme valeur pour l'erreur relative sur la longueur d'onde $\pm$ 0,001.

b. *Erreur sur l'interfrange.*

On détermine dix interfranges, soit directement à l'oculaire micrométrique, soit sur le négatif photographique. Dans le premier cas, on obtient une assez bonne précision de l'ordre de ± 0,001. Dans le second cas, et compte tenu du contraste moins élevé du négatif et de la granulation, il ne faut pas espérer beaucoup mieux que ± 0,01.

c. *Erreur sur l'épaisseur.*

La mesure de l'épaisseur est celle qui réserve le plus d'aléas. Dans le cas des cristallins, on les suppose exactement de révolution et on mesure la dimension transversale. Une simple application du théorème de Pythagore fournit l'épaisseur au point où on fait la mesure. Malheureusement, la mesure du diamètre est d'une précision médiocre en raison de la très importante diffraction causée par la fente du condensateur. Tout se passe comme si la pupille d'entrée de l'objectif était diaphragmée par un diaphragme en fente, et la figure de diffraction d'un objet ponctuel n'est plus formée de cercles concentriques, mais de bandes perpendiculaires à la fente. Dans ces conditions, l'image d'un objet allongé sera différente selon la disposition de l'objet. En particulier lorsque l'objet est parallèle à la fente, donc aux franges d'interférence, il est bordé d'une série de franges de diffraction qui rendent les mesures très peu sûres. Par contre, l'objet est perpendiculaire aux franges, on a une image relativement nette, donc une erreur plus faible. Malheureusement, dans ce dernier cas, les deux images données par le Wollaston se recouvrent en grande partie et on ne voit plus les franges. On verra plus loin que les mesures se font avec l'objet (cristallin ou bord d'un fragment de cornée) à 45° des franges d'interférence. Les franges de diffraction, quoique bien visibles, ne sont pas extrêmement gênantes. De toute façon, ces franges de diffraction limitent sérieusement le pouvoir séparateur de l'objectif et rendent assez imprécis le bord de l'objet. De très nombreuses mesures nous on conduit à accepter une ereur de l'ordre de ± 0,02.

d. *Erreur sur le décalage.*

La précision dépend de la forme de la frange décalée. Dans certains cas, elle est bien régulière, d'autres fois sa forme est très tourmentée, ce qui rend les mesures tout à fait mauvaises. Nous avons été conduit à éliminer systématiquement les cristallins chez qui les franges étaient irrégulières, pensant qu'il ne pouvait s'agir que de déformations accidentelles des cristallins par suite d'une dissection mala-

droite. Dans ces conditions, l'erreur absolue sur le décalage est à peu près la même dans tous les cas, l'erreur relative étant fonction de la grandeur de ce décalage. Notons d'ailleurs qu'il y a compensation partielle : en effet, lorsque le décalage est petit, l'erreur relative sur le décalage est grand, mais alors la quantité Δn est faible et l'erreur finale sur n aussi. Dans le cas où le décalage est grand, l'erreur relative sur d est petite, mais alors Δn est grand, et finalement l'erreur sur n est du même ordre que dans le cas contraire. L'erreur absolue sur le décalage est, dans les bons cas, égale à l'erreur absolue commise en mesurant dix interfranges : elle correspond en effet à l'incertitude sur la position du centre de la frange.

L'erreur finale sur l'indice est fonction d'un assez grand nombre de variables. De nombreux recoupements nous ont conduit à la conclusion que la quatrième décimale était totalement dépourvue de signification, que la troisième était souvent douteuse, que par contre la seconde était très sûre. Aussi, par la suite, donnerons-nous les résultats avec trois décimales. Nous sommes loin de la précision des mesures d'indice de milieux homogènes de l'œil humain, mais nos mesures semblent aussi bonnes que les mesures sur le cristallin humain. Cette précision relativement faible, semble ôter toute signification aux valeurs de la constringence. En effet, la différence d'indice entre le rouge et le bleu est comprise entre cinq et dix unités de la troisième décimale. Les constringences trouvées n'ont jamais été très éloignées de celle de l'eau, et en particulier nous n'avons jamais observé le phénomène de la frange achromatique. On a toutefois une idée qualitative de la constringence en observant la frange noire centrale. Dans le cas où la dispersion de l'objet est la même que celle du milieu d'immersion, cette frange est décalée en restant bien noire et surtout irisée de façon symétrique. Au contraire, si la dispersion de l'objet est nettement plus grande ou plus petite que celle du milieu d'immersion, l'irisation de la frange noire centrale est asymétrique. Ce phénomène ne se voit bien tendu que par l'observation visuelle et disparaît sur les photographies. Les chiffres donnés pour les constringences, s'il ne faut pas leur attribuer une très grande confiance, ont toutefois une assez bonne valeur indicative. On peut donc affirmer que les cônes sont constitués d'une substance à faible indice et faible dispersion, et la cornée d'une substance à fort indice et forte dispersion. Notons que c'est le contraire de ce que l'on observe chez l'Homme.

Signalons pour en terminer avec la technique, que nous avons pratiqué de nombreux essais de coupes au microtome à congélation. Nous avons même commencé nos recherches selon cette technique, estimant alors que ce ne pouvait être que la meilleure. En effet, on pouvait espérer découper dans les milieux transparents des lames à faces paral-

lèles d'épaisseur connue et déterminée par la vis micrométrique du microtome. L'expérience n'a pas confirmé nos espoirs. Notons d'abord que dans les yeux dits classiquement « par superposition », la dissection à l'aiguille est très aisée. On peut séparer les différentes ommatidies, les observer individuellement ; la coupe à la congélation est alors sans grand intérêt. Aussi l'avons-nous essentiellement utilisée dans les yeux « par apposition » dans lesquels les ommatidies sont fermement liées les unes aux autres, le tout constituant une sorte de feutrage dense et noyé dans le pigment. Dans ces yeux, et mis à part quelques Lépidoptères, il est impossible de séparer les ommatidies à l'aiguille, Malheureusement, la coupe à la congélation est alors à peu près irréalisable. En effet, ces yeux sont pourvus d'une cornée extrêmement épaisse qui peut atteindre cent micromètres, constituée d'une substance extrêmement dure qui se brise comme du verre sous le rasoir en déchiquetant les ommatidies. Aussi, avons-nous abandonné cette technique et renoncé par là même à étudier de nombreuses espèces d'Insectes. Heureusement, il était beaucoup plus intéressant d'étudier les yeux par superposition.

CAS PARTICULIER DE LA LIMULE.

Chez ce Chelicérate, l'œil à facettes que nous décrirons plus loin, est d'un type tout à fait particulier. On ne peut plus y séparer les cônes cristallins de la cornée. En effet, la cornée, lisse à sa surface externe, envoie vers l'intérieur un grand nombre d'excroissances à peu près coniques qui jouent le rôle des cônes cristallins des Insectes et des Crustacés. Il existe des surfaces de discontinuité, en ce qui concerne les propriétés optiques. Mais l'ensemble n'est pas mécaniquement trop hétérogène. Aussi, est-il assez facile de pratiquer au moyen d'un rasoir des coupes à main levée ou au microtome. On étudie la même coupe successivement dans l'eau et dans l'huile, comme on l'a vu précédemment pour les cornées des Insectes et des Crustacés.

CHAPITRE III

ETUDE EXPERIMENTALE DE QUELQUES YEUX D'ARTHROPODES

Nous avons étudié trente espèces se répartissant ainsi :

Sous-Embranchement des CHELICERATA :

Ordre des Merostomacea : *Xyphosura* (*Limulus*) *polyphemus.*

Sous-Embranchement des ANTENNATA :

Classe des CRUSTACEA :

Ordre des Stomatopoda : *Squilla mantis.*

Ordre des Decapoda :

Sous-Ordre des Natantia :

Aristeus antennatus.
Crangon vulgaris.
Aristeomorpha foliacea.
Parapeneus longirostris.

Sous-Ordre des Reptantia :

Palinoures : *Homarus americanus.*
Scyllarus latus.
Astacoures : *Nephrops meridionalis.*
Orconectes punctimanus.
Anomoures : *Eupagurus Bernhardus.*
Brachyoures : *Callinectes sapidus.*
Carcinus maenas.
Uca pugnax.

Classe des HEXAPODA (INSECTA) :

Ordre des Coleoptera : *Tropinata crinita.*
Bubas bubalus.
Licinus granulatus.

Ordre des Orthoptera :	*Ephippiger sp.*
Ordre des Lepidoptera :	*Pieris brassicae.*
	Papilio podalirius.
	Vanessa atalanta.
	Parage aegeria.
	Leucochloe daplidice.
Ordre des Diptera :	*Calliphora sp.*
Ordre des Hymenoptera :	*Xylocopa violacea.*
	Bombus hortorum.
	Apis mellifica.
	Anthidium interruptum.
	Pollistes gallicus.
Ordre des Odonata :	*Aeschna mixta.*

Cela nous donne un Chélicérate, treize Crustacés et seize Insectes. Outre les trente espèces dont nous donnons plus loin l'étude, nous avons examiné une vingtaine d'autres espèces de Crustacés ou d'Insectes. Mais ces animaux ne nous ayant pas donné de bons résultats expérimentaux (yeux mal conservés chez les exemplaires achetés au marché, ommatidies impossibles à disséquer), nous n'en avons pas tenu compte.

Les trente espèces étudiées ont été, soit capturées par nous-mêmes (les Limules, tous les Insectes, les Cigales de mer, quelques Crevettes), soit achetées au marché d'Alger (la plupart des Crevettes, les Squilles) ou au marché de New-Haven (les Homards). Enfin, les trois espèces de Crabes et l'Ecrevisse nous ont été aimablement fournies par le Professeur Talbot H. WATERMAN, Professeur de Biologie à l'Université Yale de New-Haven, Connecticut (USA) que nous ne saurions trop remercier pour l'accueil qu'il nous a réservé dans son laboratoire.

Ces espèces ont été déterminées, soit par le Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences d'Alger (Professeur F. BERNARD), soit par le Département de Biologie de l'Université Yale (Professeur T. H. WATERMAN).

PARAGRAPHE I. — Etude de l'œil de la Limule *Xyphosura* (*Limulus*) *polyphemus*. On sait que les yeux latéraux de cet animal sont des yeux composés d'un type tout à fait particulier. Alors que chez les Antennates le cône cristallin est séparé, embryogéniquement et anatomiquement, de la cornée ; chez la Limule, le cône cristallin est une excroissance que la cornée envoie vers l'intérieur. L'œil composé de la Limule est, au fond, un agrégat d'ocelles. Les deux yeux antérieurs (ocelles) de la Limule ont d'ailleurs exactement la structure d'une om-

matidie de l'œil composé. Cette structure a fait l'objet de plusieurs travaux (Exner, Demoll, Waterman). La photographie III - 1 est une coupe faite normalement à la cornée et parallèle à l'axe du cône cristallin, et examiné entre polaroids croisés. L'ensemble est fortement biréfringent. On notera la ligne noire confondue avec l'axe du cône : il ne s'agit pas d'une absorption de lumière, mais d'une structure particulière. Le cône, en effet, semble constitué de couches cylindriques ou coniques, en feuilles d'oignon et, par raison de symétrie, il se produit une compensation de la biréfringence. Avec une lame « teinte sensible », ont obtient du bleu d'un côté de la ligne noire et du jaune de l'autre. Enfin, la ligne noire se déplace quand on fait tourner la préparation. Par contre, la ligne noire en arc d'ellipse se voit en lumière naturelle et trouve donc son origine dans une zone absorbante. Elle a d'ailleurs été décrite par Exner.

La figure III - 2 est l'interférométrie d'une coupe d'une ommatidie immergée dans l'huile. On voit immédiatement une série de couches d'indice différent, avec des discontinuités d'indice dans la même couche. De la surface de la cornée à la pointe du cône, on observe :

1) une couche externe dont l'indice varie continûment de 1,512 à 1,545. Son épaisseur est de 40 µm ;

2) une couche dont l'indice décroit en courbe sigmoïde. Cet indice décroit de 1,545 à 1,542 sur une épaisseur de 32 µm, reste stationnaire à 1,542 sur 90 µm, décroit brusquement de 1,542 à 1,540 sur 13 µm ;

3) une couche épaisse de 70 µm le long de laquelle l'indice croît de 1,540 à 1,542, puis redescend à 1,540 ;

4) une couche épaisse de 250 à 320 µm où l'indice reste approximativement constant à 1,540 ;

5) le cône proprement dit où l'indice décroît de 1,540 à 1,530. Son épaisseur est de l'ordre de 120 µm.

On peut retrouver ces différentes couches sur la photo III - 1. L'arc d'ellipse noir correspond au passage entre les couches 4 et 5.

La photo III - 3 montre une coupe faite entre deux cônes. On y reconnaît les quatre premières couches de la photo III - 2, les variations d'indice étant toutefois moins brusques.

Il n'est pas, *a priori,* impossible que le cône puisse fonctionner comme un système convergent. En effet, la surface de passage entre les couches 4 et 5 est un dioptre convergent, de même que la face proximale de la couche 5. Ensuite, la couche 5 elle-même a un indice décroissant qui fait converger les rayons. Cependant, l'examen direct au

microscope des images fournies par le cône est déterminante : l'ommatidie ne donne qu'une accumulation de lumière, sans aucune image. Cela nous semble dû, d'abord aux aberrations géométriques, ensuite à la diffusion. L'examen attentif des photos III - 2 et III - 3 révèle, en effet, l'existence de multiples variations aléatoires d'indice.

Figure III - 1

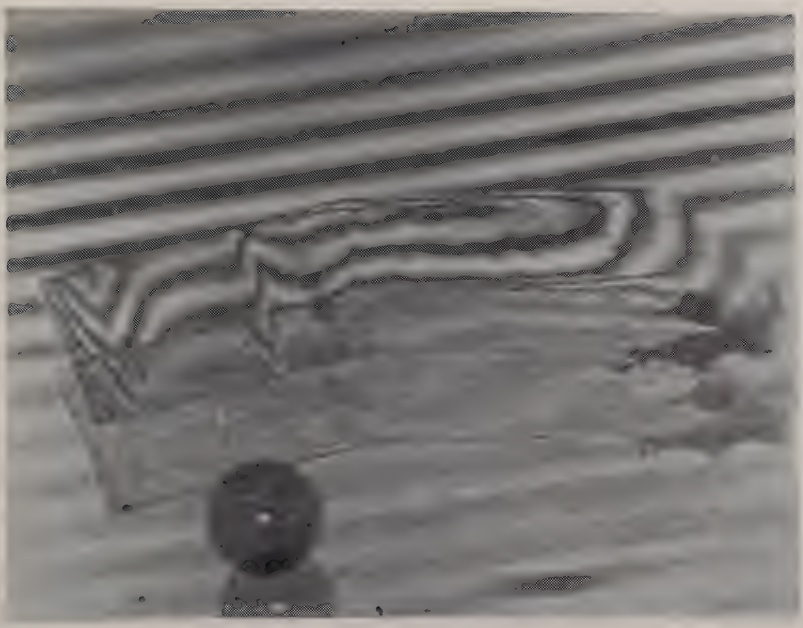

Figure III - 2

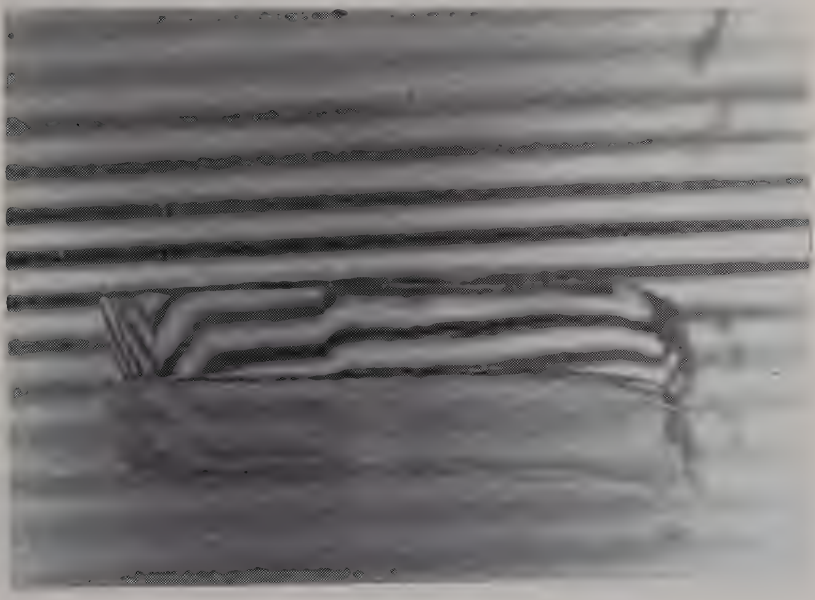

Figure III - 3

PARAGRAPHE II. — Etude de l'œil des Crustacés. Cette étude est en général très aisée. En effet, l'œil des Malacostracés étudiées est pédonculé, facilement détachable. Ces ommatidies se séparent très facilement les unes des autres, et il est facile de les étudier dans leur ensemble ainsi qu'on le verra dans les photos ci-après. Les cônes cristallins ont toujours une forme simple : ils sont, soit en forme de cône ou tout au moins de solides de révolution (*Squilla, Eupagurus,* les trois Crabes), soit en forme de pyramide quadrangulaire. Cette forme simple rend l'étude des franges très facile, ces franges étant, ainsi qu'on le verra sur les photos, soit des ellipses bien régulières, soit des droites. A la seule exception de *Crangon vulgaris,* les cônes cristallins (qu'il est ici dificile de continuer de nommer cônes) sont formés d'une substance optiquement homogène. Pour les treize espèces étudiées, qui sont typiquement des espèces à vision par superposition, la description d'Exner ne rend pas compte de la réalité.

Etudions plus en détail chacune de ces espèces.

a. *Squilla mantis.* Il s'agit de la Squille, très commune en Méditerranée et que l'on trouve sans difficulté. Les yeux sont portés par un pédoncule de quelques millimètres et ont une forme assez caractéristique : deux demi-sphères réunies, selon l'équateur par un cylindre de même diamètre, le pédoncule s'insérant sur le cylindre. La longueur totale de l'œil atteint cinq millimètres, son diamètre trois ou quatre.

La cornée est très épaisse, mais assez molle. Son épaisseur est de l'ordre de 100 μm, et les facettes ont la forme bien régulière mise en évidence par la photo III - 4. Ces facettes sont fortement convergentes ainsi qu'on le voit sur la figure III - 5. Remarquer le flou de l'image dû aux aberrations géométriques, la photo ayant été prise en lumière monochromatique. Remarquer aussi que chaque facette donne deux images de la pince crocodile. La photo III - 6 montre les franges d'interférence, la cornée étant dans l'huile. Remarquer l'irrégularité de forme des franges, traduisant l'existence des aberrations. Chaque facette cornéenne est donc un très grossier système convergent. On a :

$$n_y = 1{,}525$$
$$v = 50$$

La photo III - 7 montre un cône cristallin en lumière monochromatique. Noter l'aspect de cône déformé en virgule, et la forme bien régulière des franges. On a :

$$n_Y = 1{,}350$$
$$v = 55$$

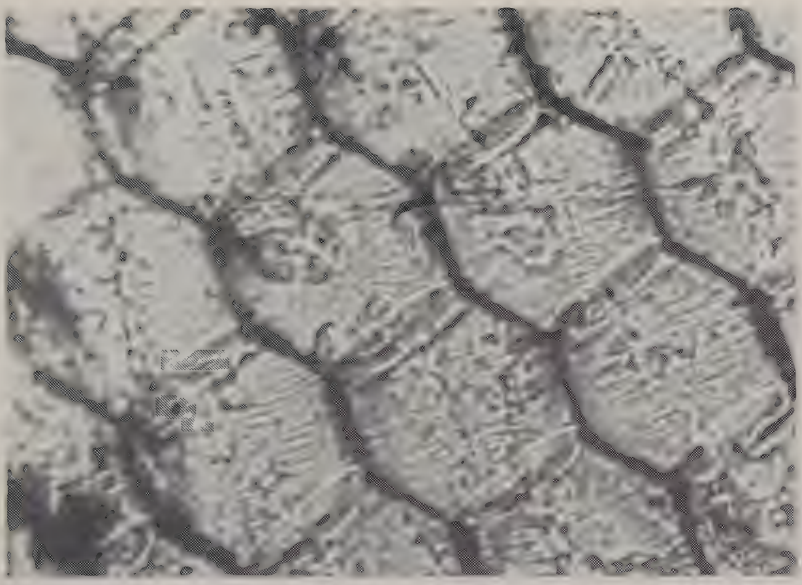

Figure III - 4

Figure III - *5*

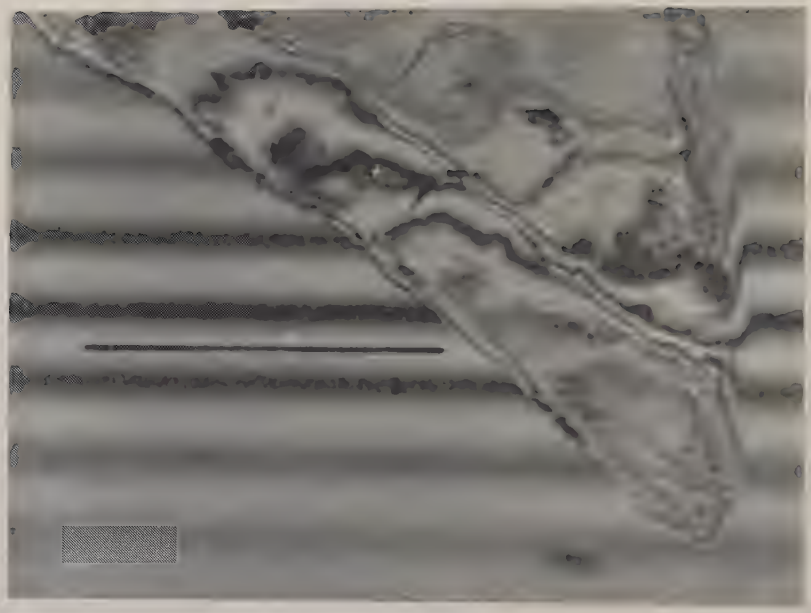

Figure III - 6

Figure III - 7

b *Aristeus antennatus*. C'est une grosse Crevette très commune. Les yeux sont gros, sphériques, pédoncules. La cornée est très mince (6 µm), les facettes sont carrées, bien régulières, de 40 à 60 µm de côté, selon les individus (fig. III - 8). Chaque facette est convergente, et la photo III - 9 montre que chaque facette donne de la pince crocodile une seule image bien reconnaissable. L'interférométrie (fig. III - 10) montre des franges bien régulières, en forme d'ovale plutôt que d'ellipse, signe d'aberrations géométriques moins importantes que dans le cas de la Squille. On trouve :

$$n_Y = 1{,}547$$
$$v = 61$$

Les cônes se séparent facilement de la cornée. La figure III - 11 montre la couche des cônes vue de l'extérieur, après ablation de la cornée. Les cônes ne sont nullement coniques, mais ont la forme de pyramides ou de parallélépipèdes (fig. III - 12). La photo III - 13 montre l'interférométrie en lumière monochromatique. Les franges sont bien rectilignes et l'indice, constant, a pour valeur :

$$n_Y = 1{,}390$$
$$v = 55$$

c. *Crangon vulgaris*. C'est une petite Crevette grise. Les yeux sont très petits, mais les ommatidies ont les dimensions des ommatidies des grosses crevettes. Les facettes sont de forme variable (photo III - 14) mesurant environ 30 à 40 µm. L'interférométrie donne pour la cornée :

$$n_Y = 1{,}520$$

Les ommatidies (photo III - 15) ont souvent des formes compliquées, et l'interférométrie en est difficile à interpréter. La photo III - 16 montre des franges très irrégulières. Il semble que les irrégularités de la surface soient la cause de cet aspect des franges. On calcule un indice compris entre 1,341 et 1,348. La constringence n'a pas été déterminée.

d. *Aristeomorpha foliacea*. C'est encore une grosse Crevette méditerranéenne. La cornée est fine (7,6 µm). Les facettes sont carrées de 35 à 40 µm de côté. Elles sont assez fortement convergentes et donnent facilement les images réelles de la pince crocodile (photo III - 17). L'interférométrie (photo III - 18) donne des franges bien elliptiques. On a :

$$n_Y = 1{,}552$$
$$v = 44$$

Figure III - 8

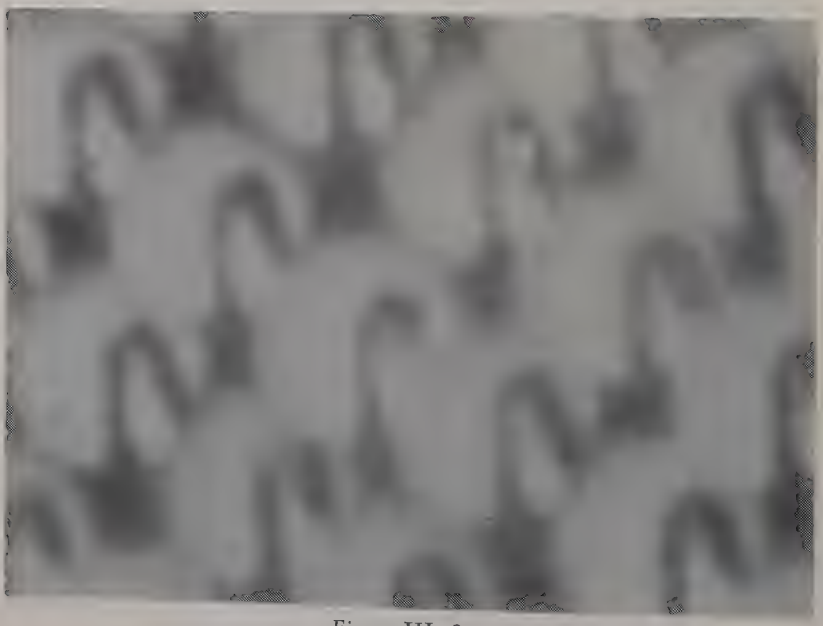

Figure III - 9

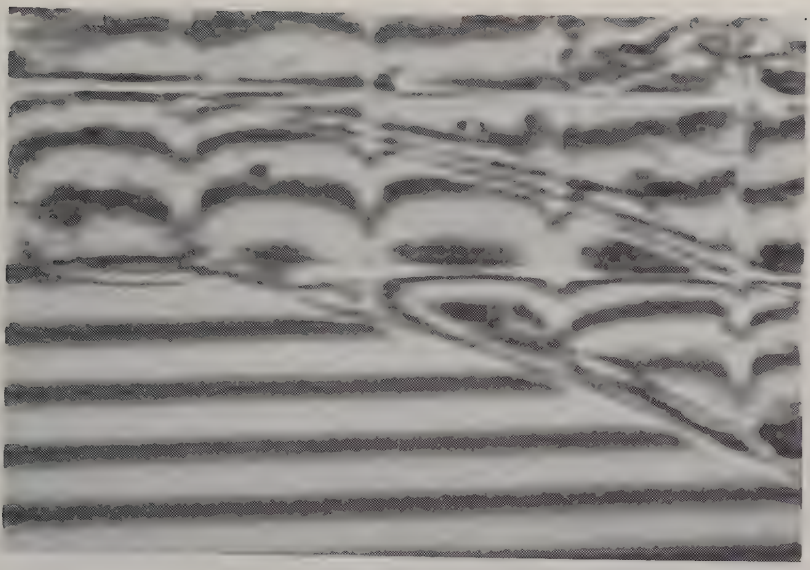

Figure III - 10

Figure III - 11

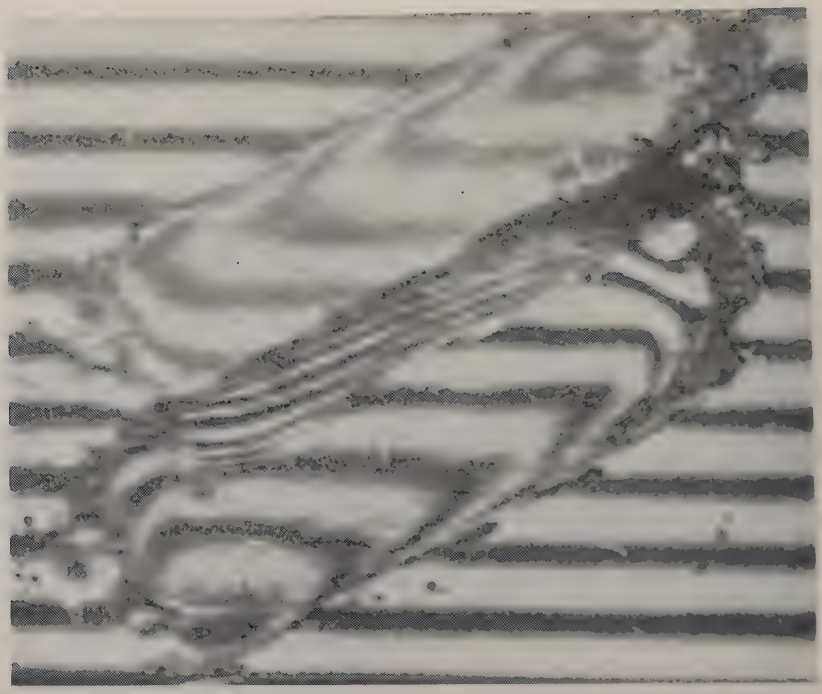

Figure III - 12

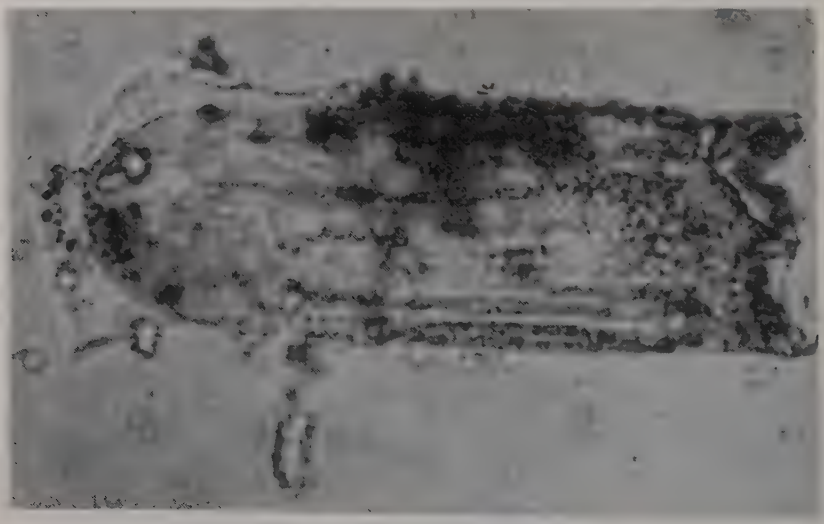

Figure III - 13

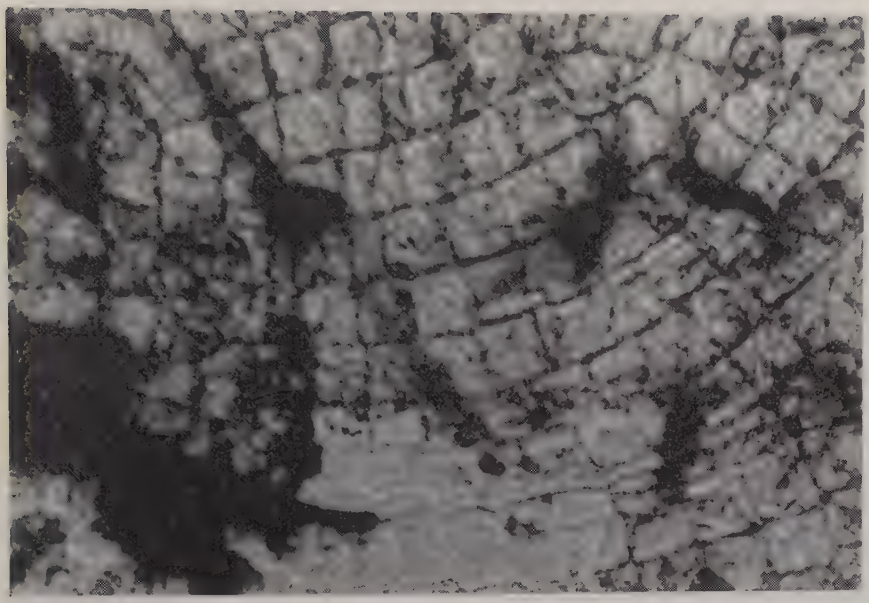

Figure III - 14

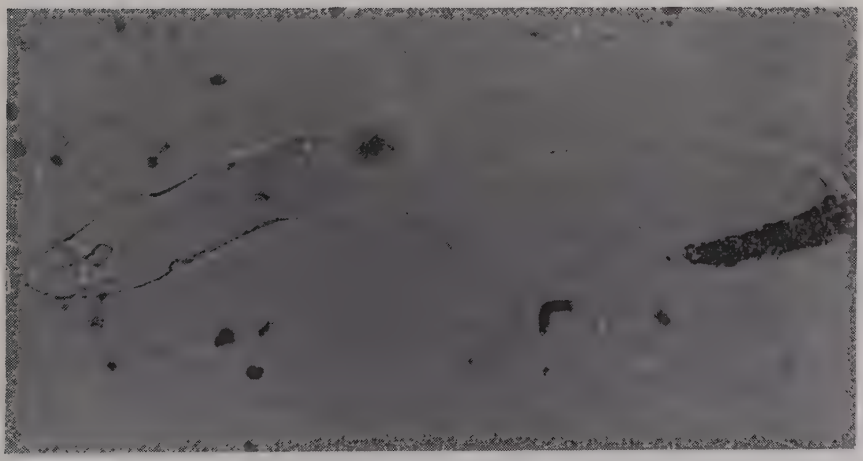

Figure III - 15

Figure III - 16

Figure III - 17

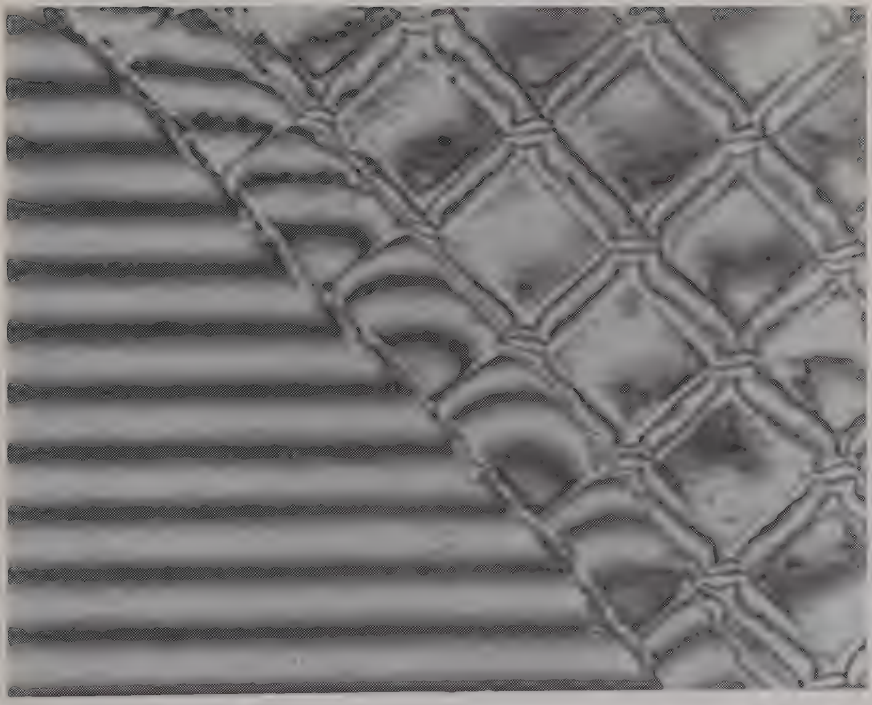

Figure III - 18

Figure III - 19

Les ommatidies se dissèquent assez mal, mais on peut facilement obtenir les « cônes cristallins ». Ceux-ci ont, comme chez la plupart des Natantia la forme de pyramides terminées à la partie proximale par quatre demi-sphères. On obtient (photo III - 19) :

$$n_Y = 1{,}391$$
$$v = 56$$

e. *Parapeneus longirostris*. C'est une grosse Crevette grise. La cornée est mince (7 µm), les facettes, fortement convergentes (photo III - 20) sont carrées de 4 µm de côté. L'interférométrie (photo III - 21) donne :

$$n_Y = 1{,}550$$
$$v = 46$$

Figure III - 20

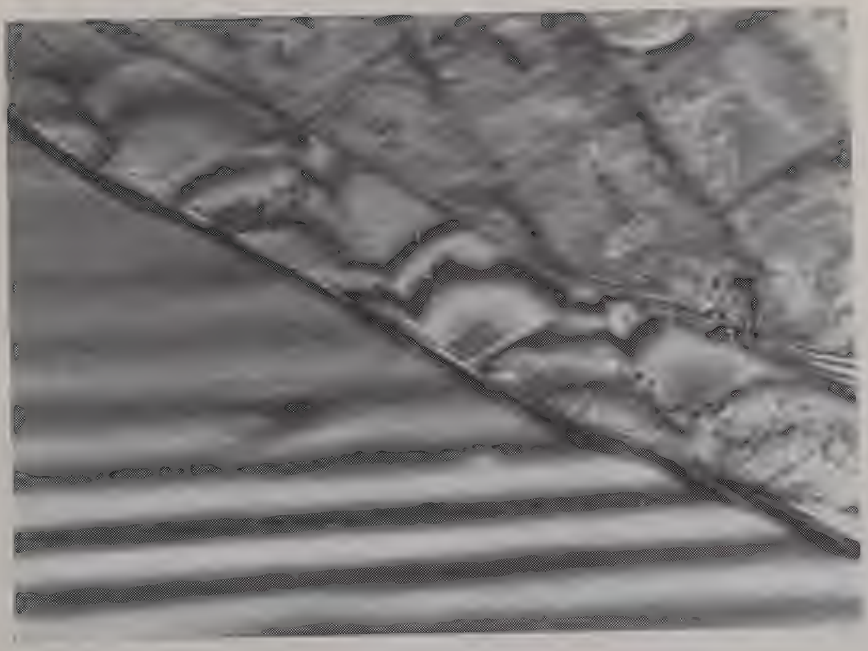

Figure III - 21

Les ommatidies se détachent bien et la photo III - 22 en montre une. L'interférométrie (photo III - 23) montre des franges irrégulières, mais certainement pas en forme de type Matthiessen. Peut-être d'ailleurs ces irrégularités sont-elles dues à des défauts de planéité de la surface. On obtient :

$$n_Y = 1{,}390$$
$$v = 56$$

Figure III - 22

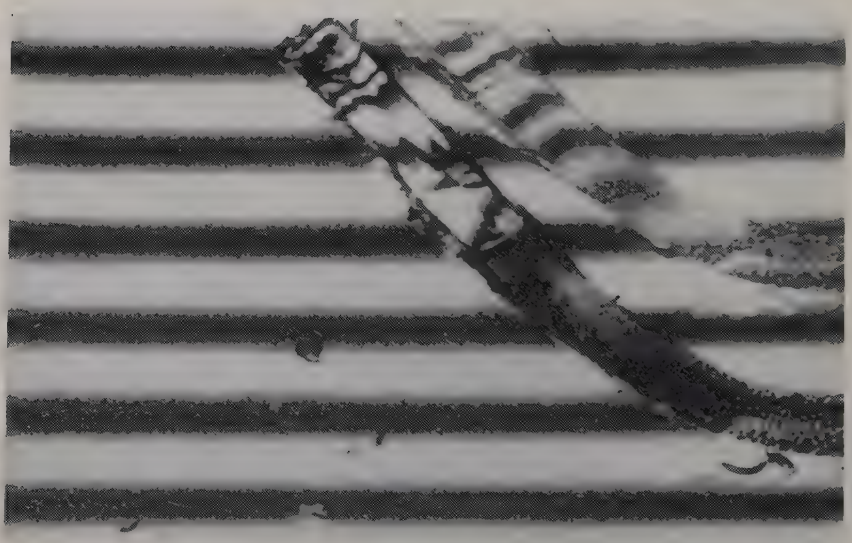

Figure III - 23

f. *Homarus americanus*. C'est le Homard pêché sur la Côte est des Etats-Unis. Il ne diffère que par des détails du homard français *Homarus vulgaris*. Les facettes sont carrées, de 60 µm de côté, pratiquement pas convergentes. L'épaisseur de la cornée est de l'ordre de 5 µm. L'indice est :

$$n_Y = 1{,}545$$

Les photos III - 24 et III - 25 montrent les facettes et les franges pratiquement rectilignes (immersion dans l'huile). La photo III - 26 montre les « cônes cristallins » par leur extrémité distale. La photo III - 27 montre l'ommatidie avec son « cône cristallin » pyramidal, les cellules cornéennes, les cellules visuelles granuleuses cachant le rhabdome, le pigment en « flaques » sur le « cône ». La figure III - 28 montre les franges. Elles sont grossièrement rectilignes avec des irrégularités dont il est difficile de dire si elles sont dues à des variations d'indice ou d'épaisseur. On n'a certainement pas un « cône » du type Matthiessen. On trouve :

$$n_Y = 1{,}340$$

On n'a déterminé v ni pour la cornée ni pour les cristallins.

Figure III - 24

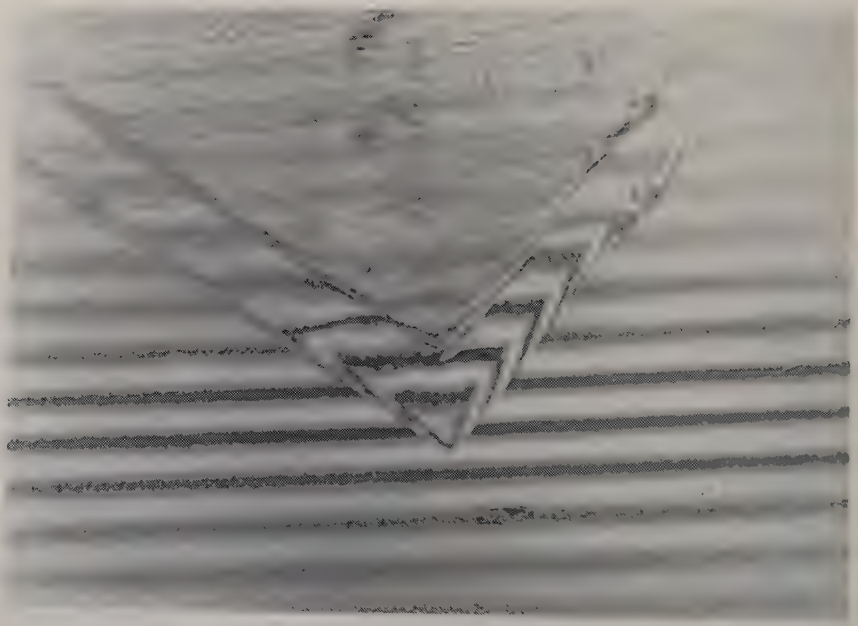

Figure III - 25

Figure III - 26

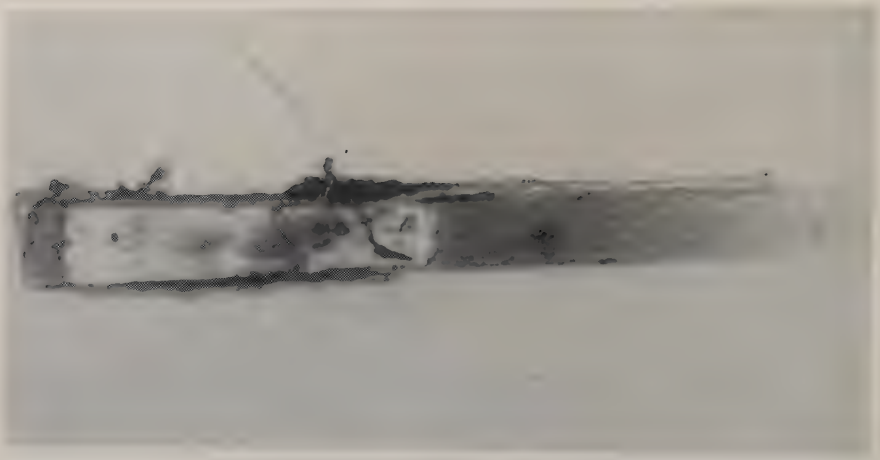

Figure III - 27

Figure III - 28

g. *Scyllarus latus*. C'est la grande Cigale de la Méditerranée. L'œil est très petit, sphérique et de 2 mm de diamètre, porté par un très gros pédoncule. La cornée est très épaisse : 220 µm, et très dure. Les facettes sont des carrés de 85 µm de côté (photo III - 29). La Cigale est la seule espèce chez qui l'indice de la cornée était inférieur à celui de l'huile d'immersion (photo III - 30). On notera aussi l'aspect en forme d'accolade des franges. On trouve :

$$n_Y = 1{,}503$$

Les ommatidies se dissèquent bien. La photo III - 31 montre le « cône cristallin » en forme de pyramide, les cellules rétiniennes cachant le rhabdome et une grande quantité de pigment. La photo III - 32 montre des franges approximativement rectilignes. On trouve un indice constant égal à

$$n_Y = 1{,}393$$

On n'a déterminé v ni pour la cornée, ni pour les « cônes cristallins ».

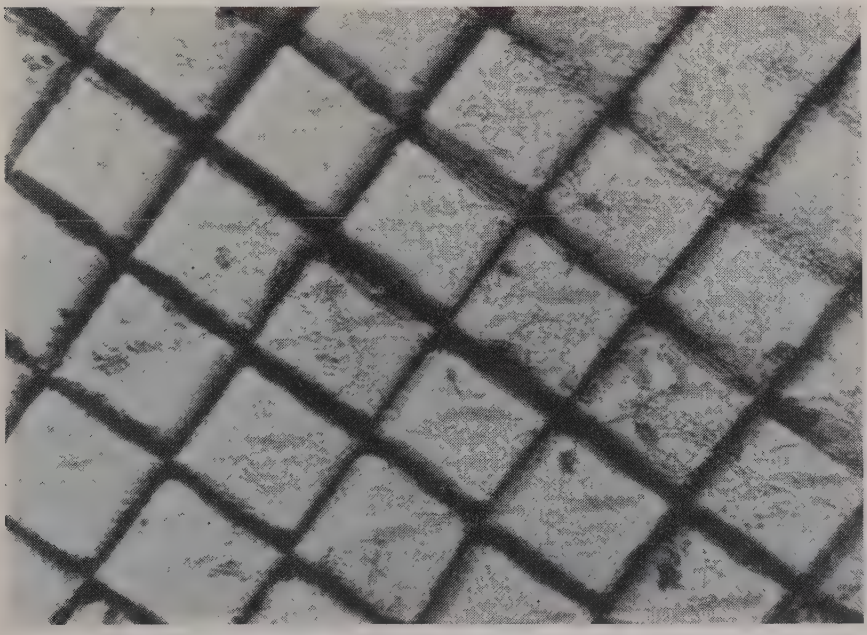

Figure III - 29

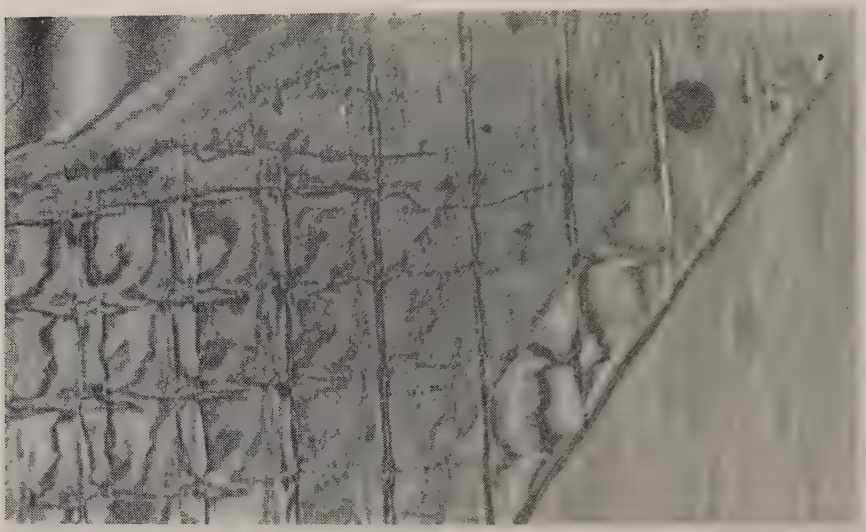

Figure III - 30

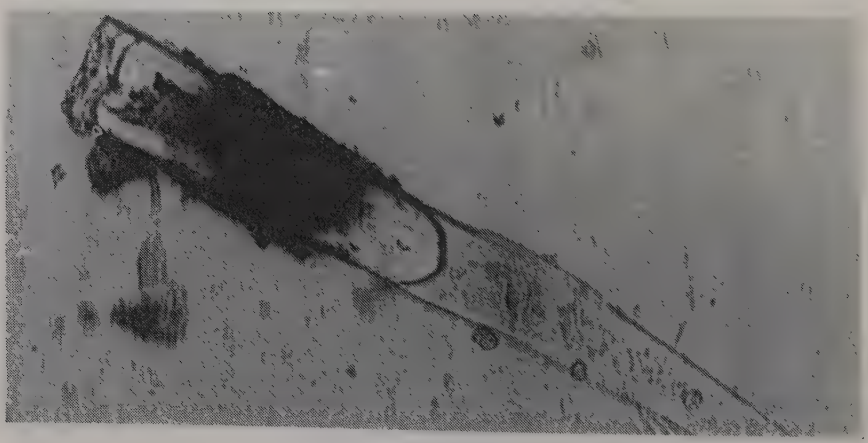

Figure III - 31

Figure III - 32

h. *Nephrops meridionalis.* C'est la Langoutisne méditerranéenne qui ne diffère de *Nephrops norvegicus,* Langoustine de l'Atlantique, que par des détails.

La cornée est mince : 6 à 7 µm, les facettes sont carrées de 70 µm de côté, et faiblement convergentes. Les figures III - 34 et III - 35 montrent une photographie des facettes et l'interférométrie de la cornée. Les franges sont pratiquement rectilignes en raison de la faible convergence. On obtient :

$$n_Y = 1{,}519$$
$$v = 46$$

La figure III - 33 montre les cônes vus par leur extrémité interne, le rhabdome et les cellules visuelles ayant été otées. Ici encore, les « cônes cristallins » ne sont pas coniques, mais parallélépipédiques ou, mieux, pyramidaux. La figure III - 36 montre une ommatidie. On distingue bien le « cône cristallin » posé à plat sur la lame, et vu donc, selon une face plane, ainsi que les cellules visuelles, granuleuses et opaques, cachant le rhabdome. A l'extrémité distale, on voit les cellules cornéennes, arrachées avec l'ommatidie. La photo III - 38 montre un « cône » reposant selon une arête. On distingue bien l'extrémité proximale en forme de quatre demi-sphères. Les figures III - 37 et III - 39 montrent les franges d'interférences : elles sont rectilignes, l'indice est constant et de valeur :

$$n_Y = 1{,}397$$
$$v = 56$$

Figure III - 33

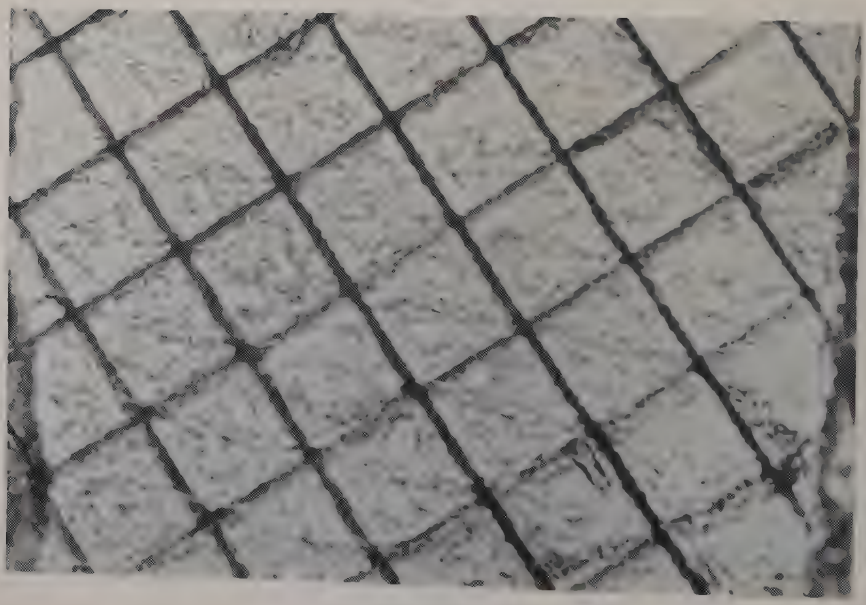

Figure III - 34

Figure III - 35

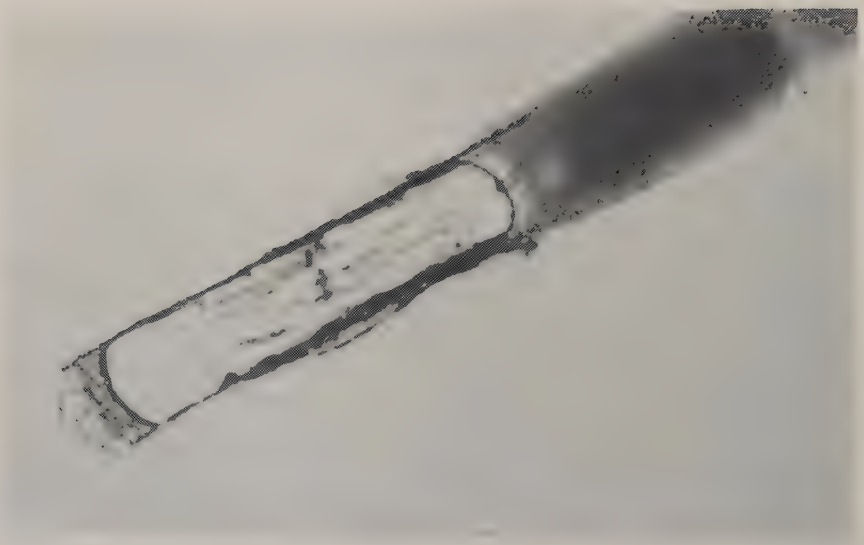

Figure III - 36

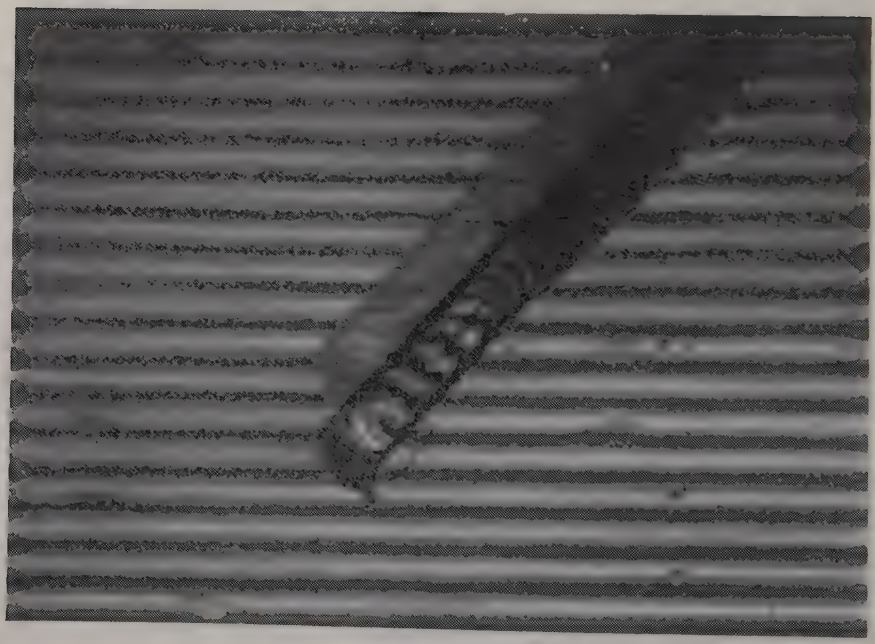

Figure III - 37

Figure III - 38

Figure III - 39

i. *Orconectes punctimanus*. C'est une Ecrevisse américaine. Les yeux sont petits, sphériques (1 mm). Les facettes sont carrées, de 50 à 60 µm de côté, faiblement convergentes. On trouve :

$$n_Y = 1{,}548$$

$$v = 42$$

Les ommatidies se séparent facilement et la photo III - 41 montre les « cônes cristallins » par leur extrémité distale. La photo III - 42 montre un groupe de deux ommatidies. Noter le pigment entourant les « cônes » en forme de pyramides. La présence d'un tel pigment rend évidemment difficilement acceptable la théorie de la vision par superposition. La photo III - 40 montre les franges rectilignes. On a

$$n_Y = 1{,}345$$

v n'a pas été déterminé.

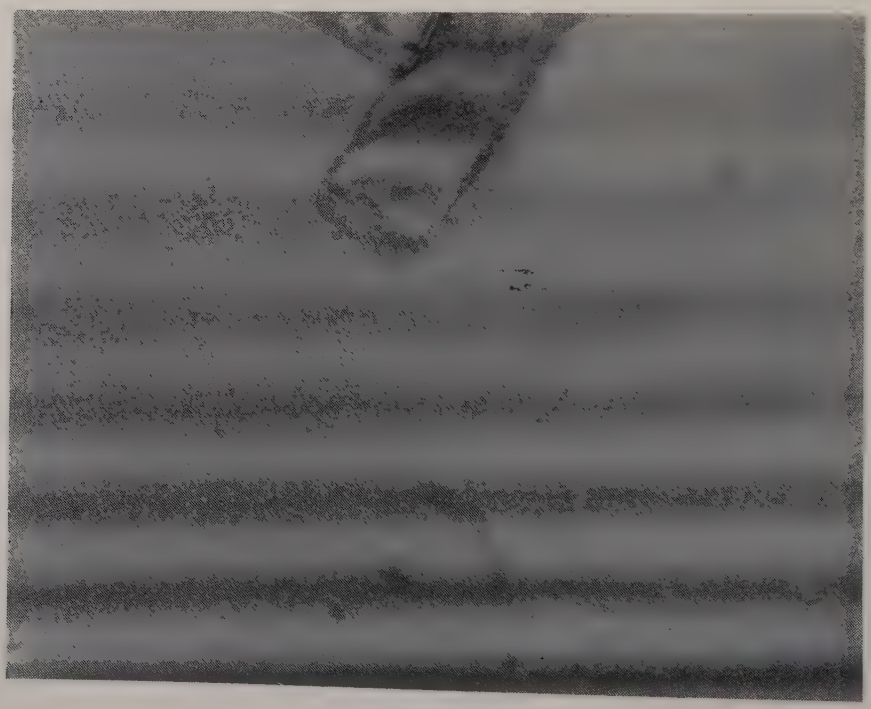

Figure III - 40

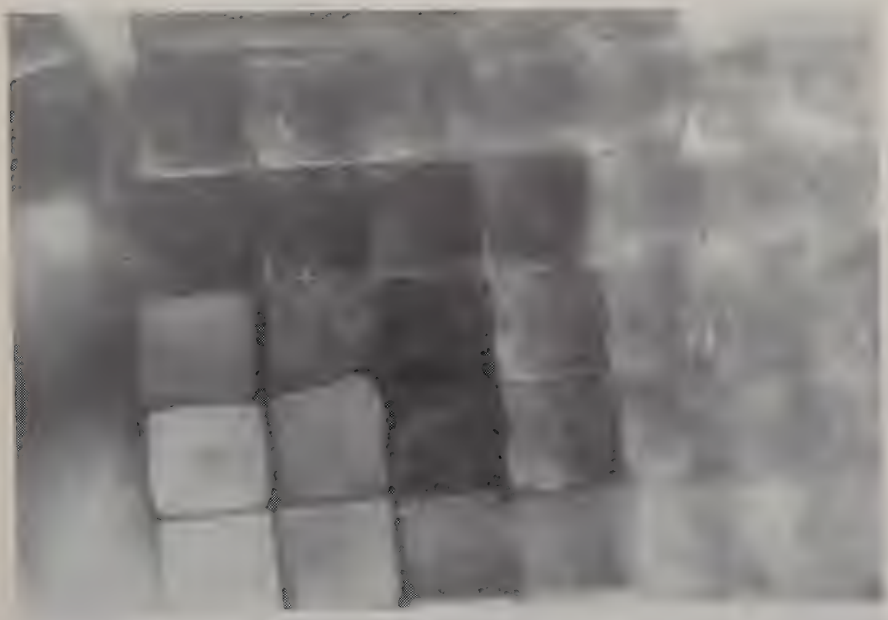

Figure III - 41

Figure III - 42

j *Eupagurus Bernhardus*. Les cônes cristallins (fig. III - 43 et III - 44) se dissèquent bien et ont une forme bien régulière. L'indice est constant et égal à

$$n_Y = 1{,}405$$

Les facettes sont hexagonales. L'indice est

$$n_Y = 1{,}520$$

La constringence n'a pas été mesurée.

Figure III - 43

Figure III - 44

k. *Callinectes sapidus*. C'est un Crabe de taille moyenne (6 à 8 cm), d'une belle couleur bleu-vert, très commun sur les marchés du Connecticut. La cornée est assez mince (15 µm), les facettes, hexagonales, ont leurs centres distants d'une trentaine de µm et sont fortement convergentes, ainsi que le montrent les photos III - 45 et III - 46. On a

$$n_Y = 1{,}520$$

Les ommatidies se séparent aisément et la photo III - 47 représente l'une d'entre elles. On distingue parfaitement le cône cristallin. On a vu (fig. I - 1, p. 2) que le pigment distal forme une couche continue ne laissant passer la lumière que vers le rhabdome. On notera que le cône cristallin semble posséder une structure, structure que l'interférométrie (fig. III - 48 ne montre pas. A part un petit accident, les franges sont bien elliptiques, et on a

$$n_Y = 1{,}405$$

La constringence n'a pas été déterminée.

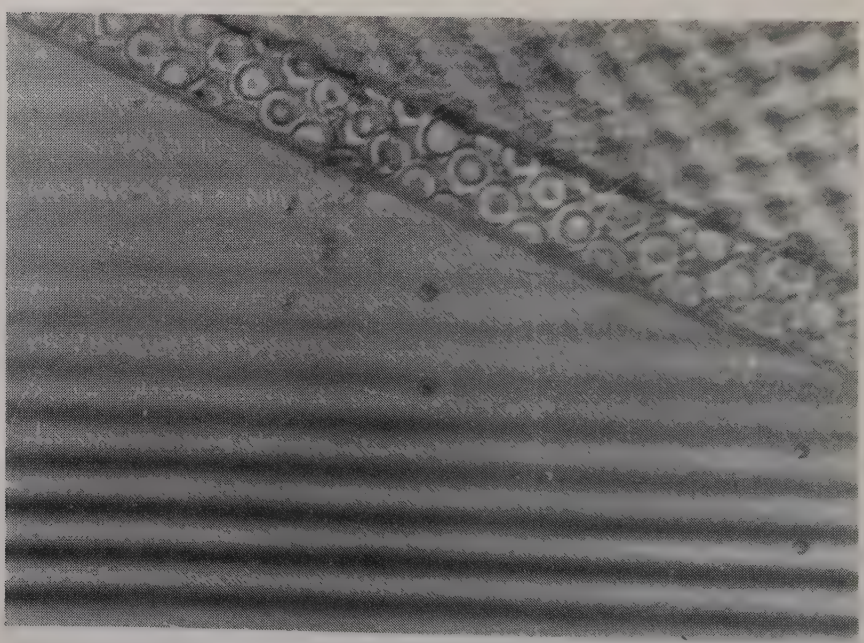

Figure III - 45

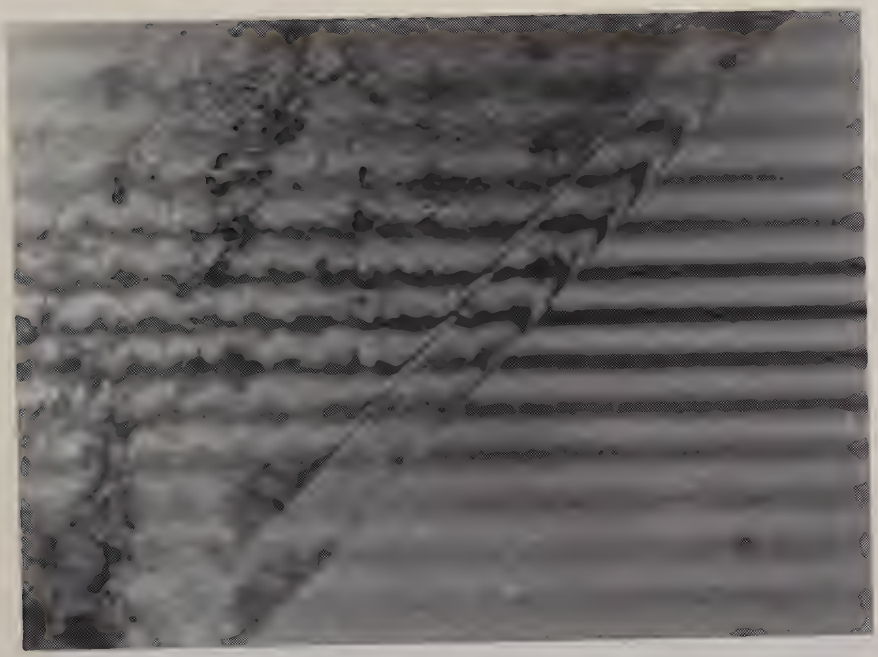

Figure III - 46

Figure III - 47

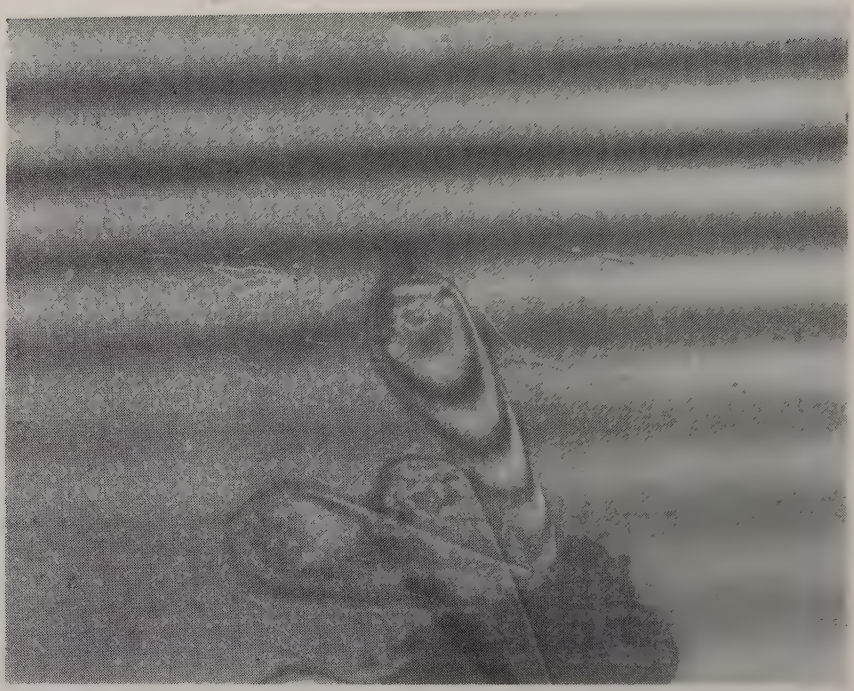

Figure III - 48

1. *Carcinus maenas*. Crabe très commun aussi bien aux Etats-Unis qu'en France. Rare en Algérie, nous ne l'avons jamais trouvé à Alger. C'est un petit crabe de couleur sombre.

La cornée est relativement épaisse, environ 35 µm. Les facettes sont hexagonales, leurs centres étant distants de 35 µm. Elles sont fortement convergentes, ainsi que le montrent les photos III - 49 et III - 50, interférométrie dans l'eau et dans l'huile. Dans l'eau, les franges sont des ellipses entières, dans l'huile des arcs de courbure relativement forte. On trouve : $n_Y = 1{,}518$

Les « cônes » sont coniques ou de révolution (fig. III - 51 et III - 52). Les franges sont elliptiques, avec de très faibles irrégularités. On n'a certainement pas un cristallin du type Matthiessen. On trouve :

$$n_Y = 1{,}371$$

Dans aucun des deux on n'a déterminé v.

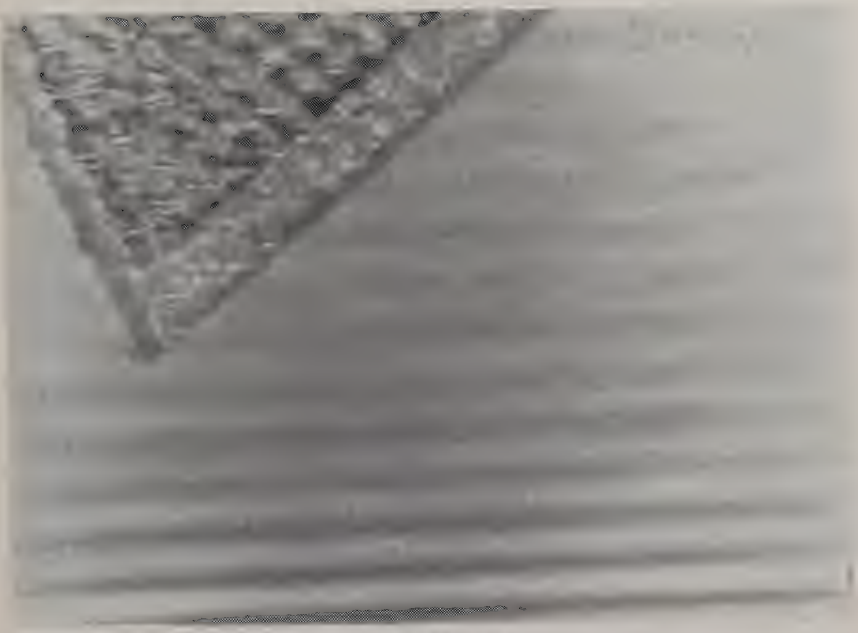

Figure III - 49

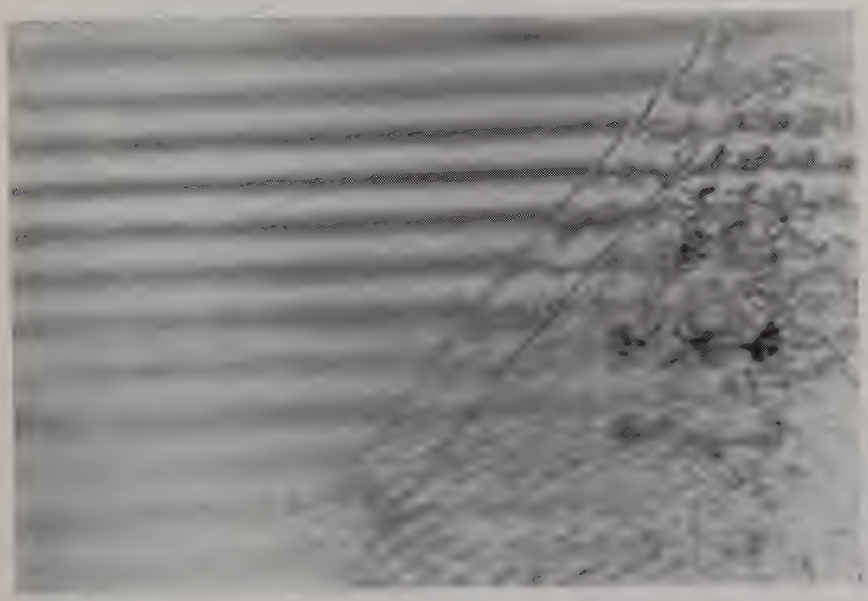

Figure III - 50

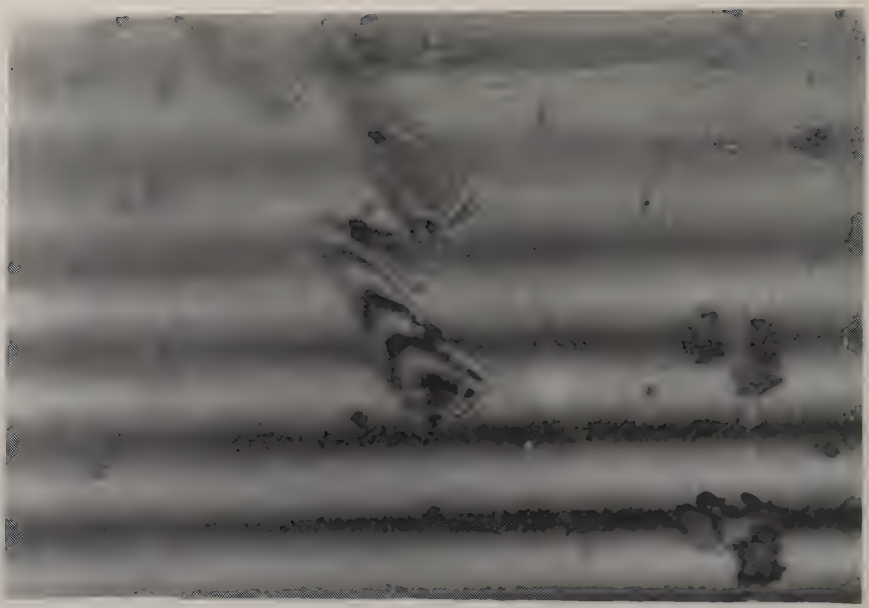

Figure III - 51

Figure III - 52

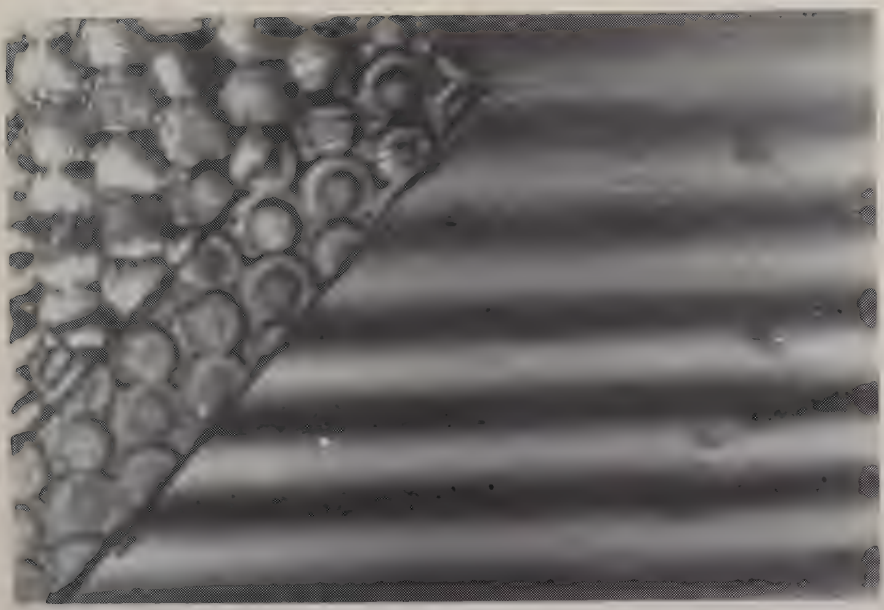

Figure III - 53

Figure III - 54

m. *Uca pugnax.* C'est le « fiddler Crab » des Américains, le « crabe violoniste » de certains auteurs français. On sait que ce crabe petit (3 à 4 cm) de couleur bleue, présente un cas spectaculaire de dimorphisme sexuel. En effet, alors que la femelle est munie de deux pattes-mâchoires (pinces) de taille normale et surtout semblables, le mâle possède une pince normale et une pince (la droite en général, mais pas toujours) qui a subi un développement monstrueux : la pince est aussi grande que le reste du corps de l'animal. Ces animaux, adaptés à une respiration aérienne, vivent en bandes nombreuses sur les plages d'Amérique *(Uca pugnax)* et d'Afrique de l'Ouest *(Uca tangeri)* où ils creusent de nombreux terriers. Leur comportement social a fait l'objet d'études aussi nombreuses qu'intéressantes. Il s'établit entre les mâles un *modus vivendi* basé sur une stricte hiérarchie. Une observation fortuite nous a permis de constater la fragilité de cette hiérarchie. Nous expérimentions sur des *U. pugnax* contenus dans un *vivarium* où cohabitaient en paix une dizaine de mâles et autant de femelles. Nous prîmes un jour un mâle que nous emmenâmes au laboratoire et à qui nous enlevâmes un œil. L'animal semble n'être pas trop affecté par l'opération. Ayant terminé nos mesures, nous décidâmes de remettre au lendemain l'étude de l'autre œil, et rapportâmes le crabe dans son *vivarium.* Les autres mâles vinrent alors l'examiner et le trouvant diminué se jettèrent sur lui, le tuèrent et le dévorèrent entièrement, méritant ainsi leur nom *Uca pugnax.*

Les yeux ne présentent pas de dimorphisme sexuel. La cornée est assez mince, environ 15 µm. Les facettes sont en forme d'hexagones irrégulières, de centres distants de 25 à 30 µm (fig. III - 54). L'interférométrie (fig. III - 53) donne des franges quasi-circulaires, marque de la très forte convergence des facettes. On a

$$n_Y = 1{,}516$$

Les « cônes cristallins » ont une forme assez curieuse (fig. III - 55 et III - 56). On trouve :

$$n_Y = 1{,}348$$

La constringence n'a pas été mesurée.

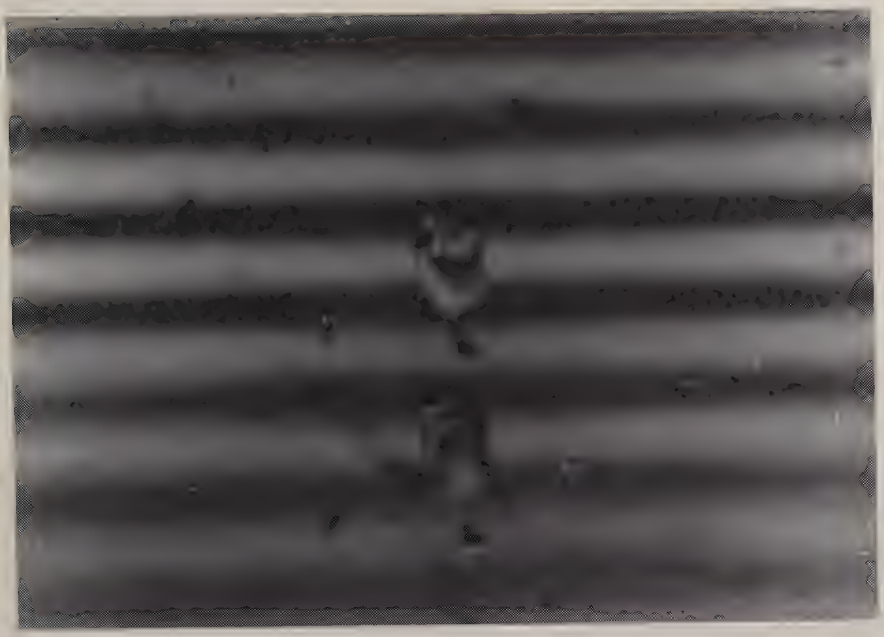

Figure III - 55

Figure III - 56

PARAGRAPHE III. — Etude de l'œil des Insectes. Les seize espèces étudiées ont classiquement des yeux par apposition. Pourtant les trois Coléoptères étudiés sont des animaux lucifuges, vivant sous des pierres. Dans l'ensemble, l'étude des Insectes est beaucoup plus difficile que celle des Crustacés. Les yeux ne sont jamais pédonculés, la cornée est souvent épaisse et dure, les cônes cristallins sont souvent inclus dans un feutrage serré de fibres conjonctives et de pigment. Ce pigment lui-même peut être noir, rouge, vert ou bleu. Les cônes cristallins n'ont pu être étudiés que dans un petit nombre de cas, et encore est-il difficile d'être certain de leur intégrité.

Etudions les différentes espèces :

a. *Tropinata crinita.* — La cornée est très épaisse, 75 µm. La photo III - 57 en montre une coupe. On distingue nettement les facettes à faible courbure sur la face externe et les facettes à grande courbure sur la face interne. Examinée par sa face externe, la cornée montre les facettes hexagonales assez régulières (photo III- 58). L'interférométrie (photo III - 59) conduit à un indice :

$$n_Y = 1{,}547$$

$$v = 45$$

La figure III - 60 représente une photo de la face postérieure de la cornée. Les trois photos suivantes (III - 61, III - 62 et III - 63) représentent le même fragment de cornée, mais la préparation étant de plus en plus éloignée de l'objectif. On notera les franges de diffraction et on vérifiera qu'elles ne reproduisent nullement, contrairement au calcul de RODGERS, une image de la cornée.

Les cônes cristallins se séparent bien. L'interférométrie (photo III - 64) conduit à

$$n_Y = 1{,}462$$

$$v = 58$$

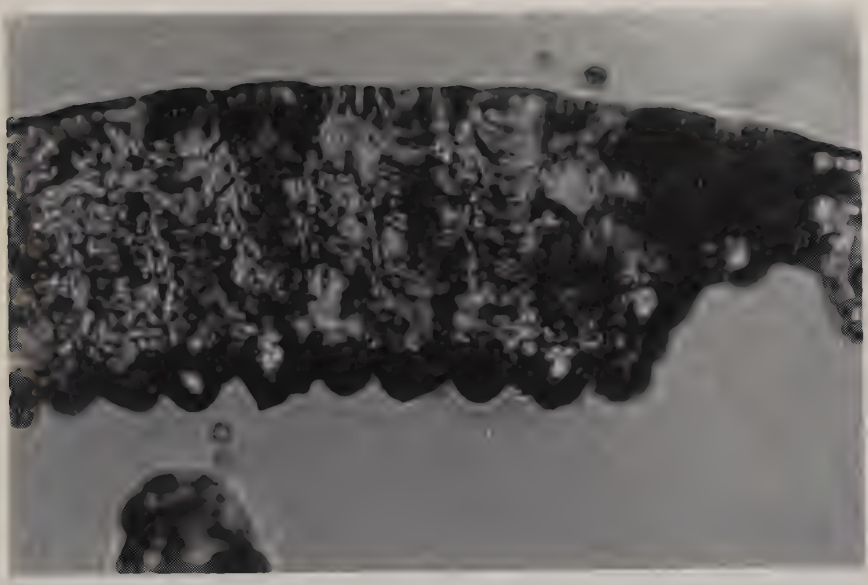

Figure III - 57

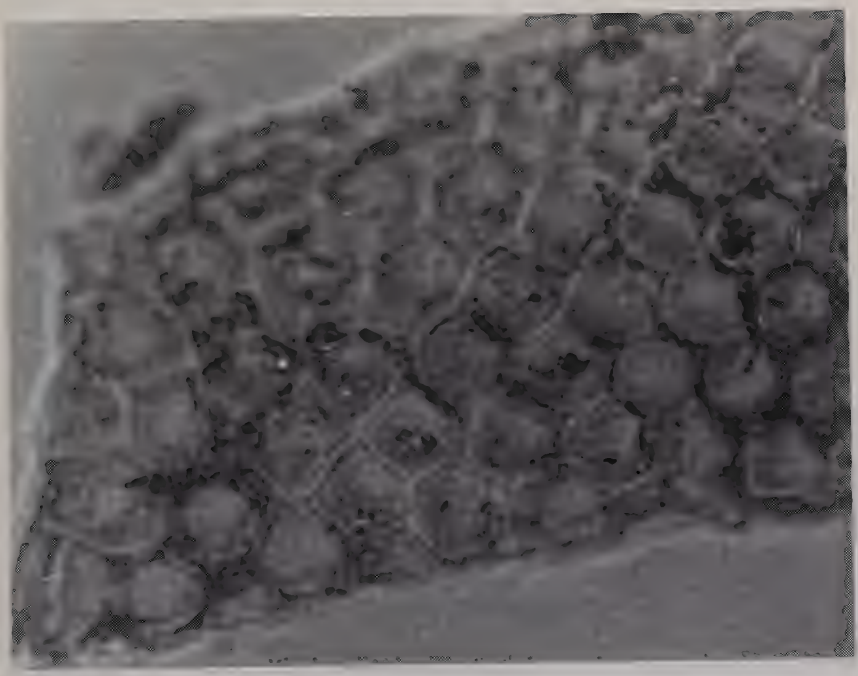

Figure III - 58

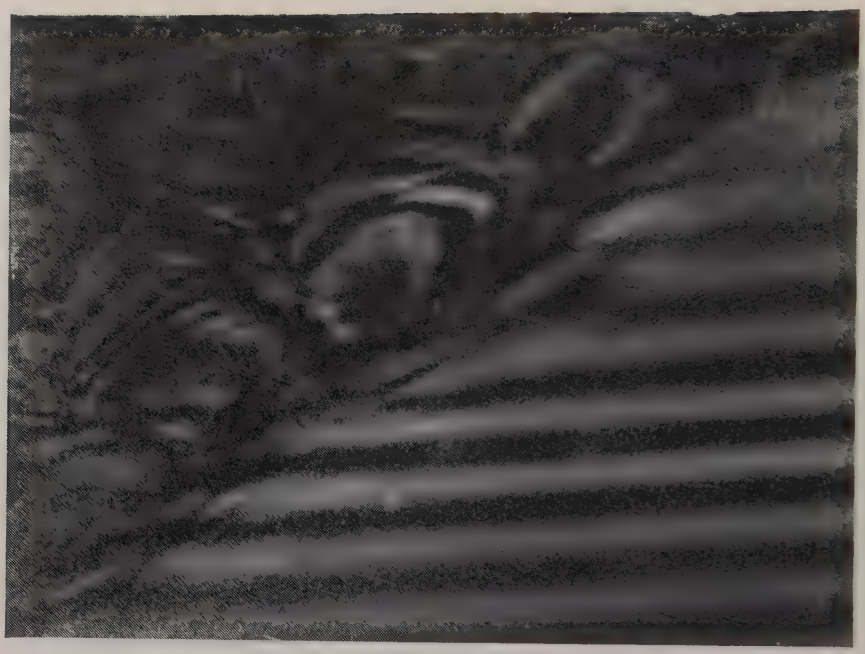

Figure III - 59

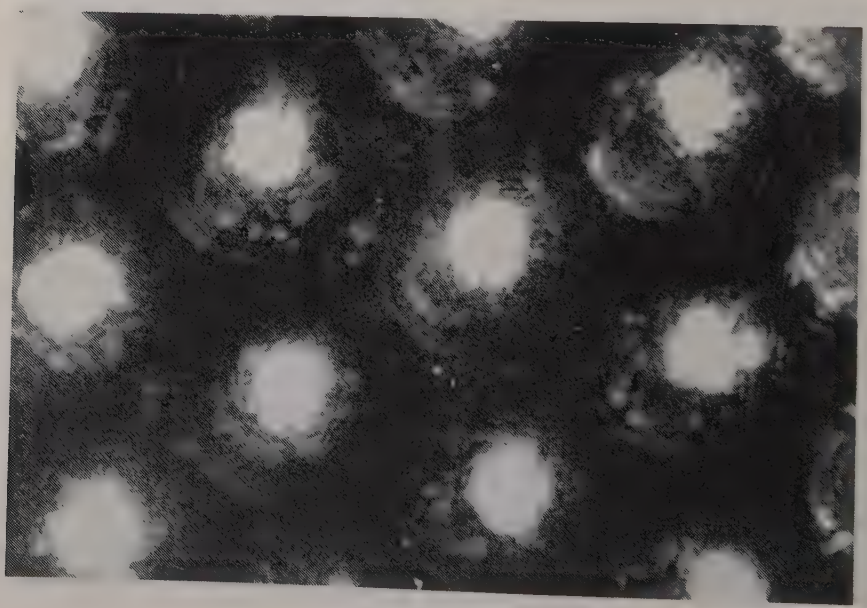

Figure III - 60

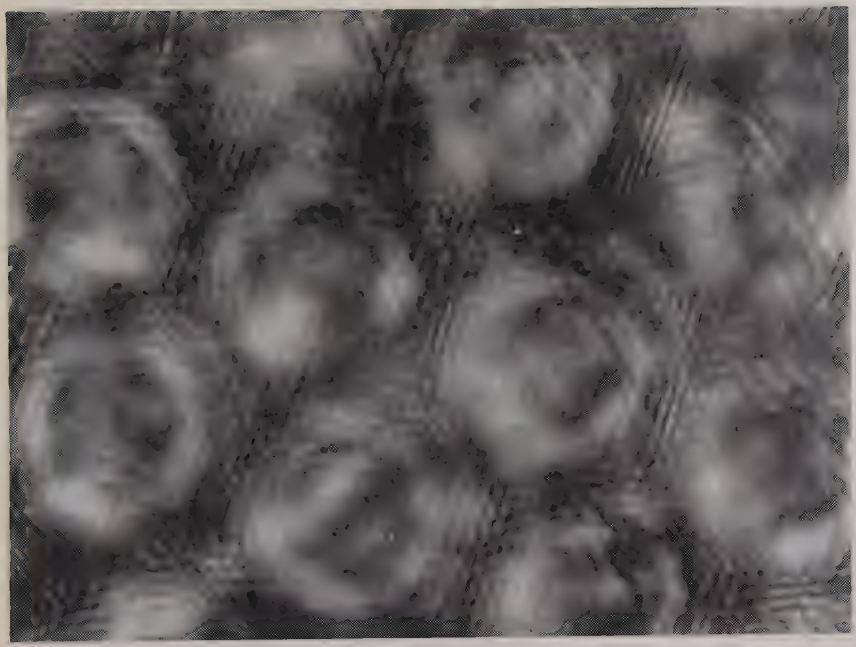

Figure III - 61

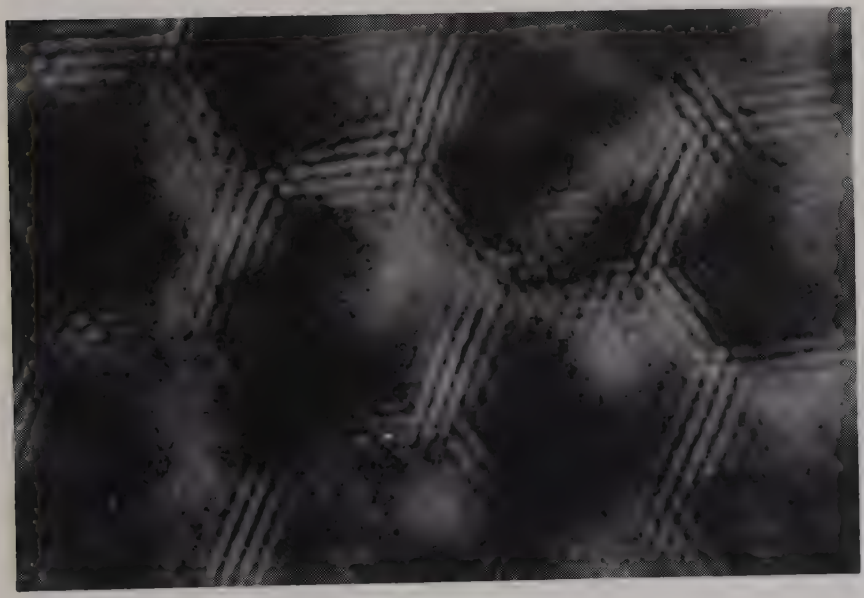

Figure III - 62

Figure III - 63

Figure III - 64

b. *Bubas bubalus*. — Les facettes (photo III - 65) sont hexagonales, de 30 µm et fortement convergentes (photo III - 66). On obtient :

$$n_Y = 1{,}545$$
$$v = 45$$

Les cônes cristallins se dissèquent bien et ont une forme en cloche bien régulière (photo III - 67). On obtient :

$$n_Y = 1{,}350$$
$$v = 53$$

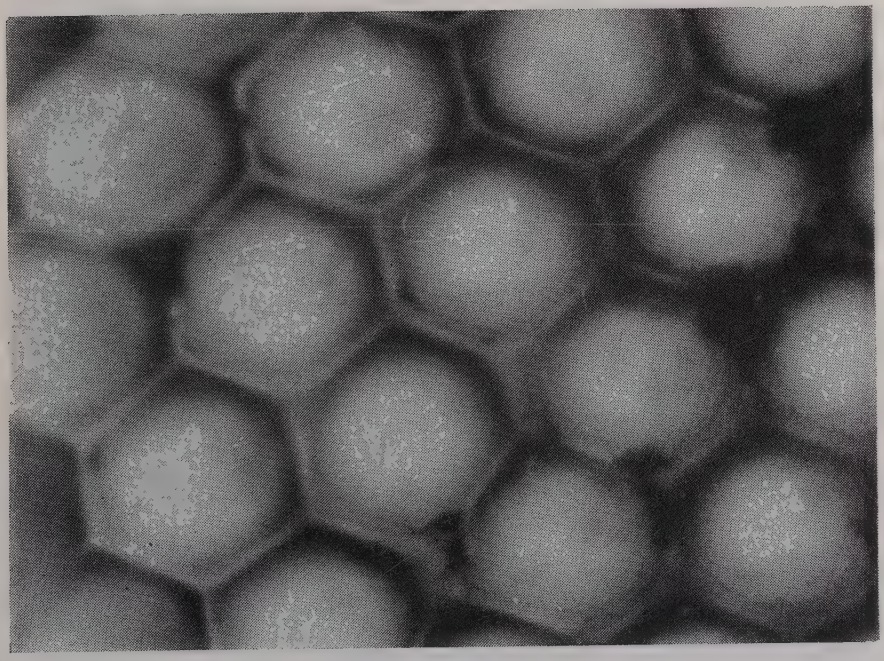

Figure III - 65

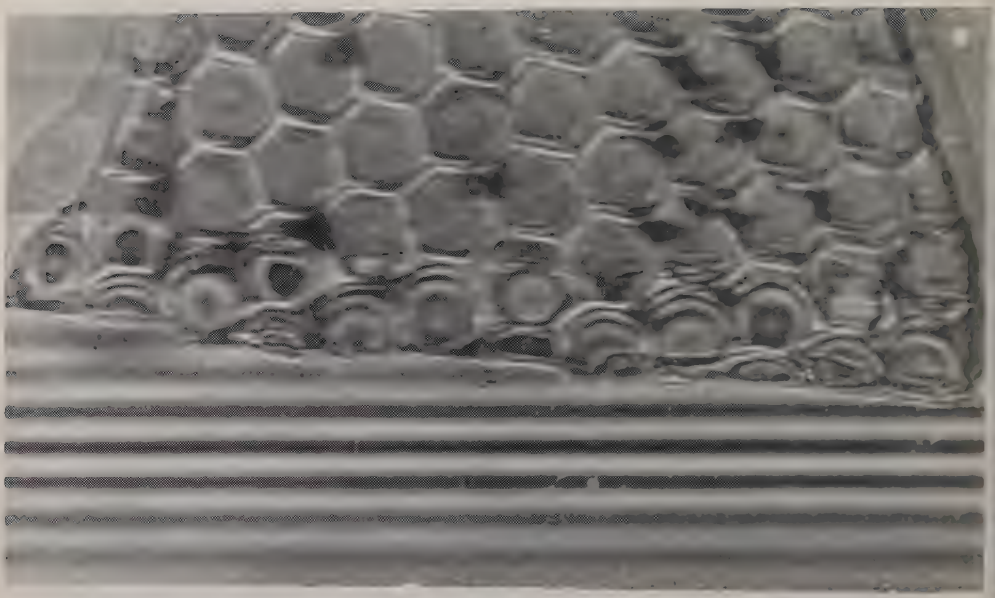

Figure III - 66

Figure III - 67

c. *Licinus granulatus.* — La cornée est dure et épaisse (45 µm). Les facettes sont hexagonales (photo III - 68) et fortement convergentes (photo III - 69). L'interférométrie (photo III - 70) donne un indice :

$$n_Y = 1{,}549$$
$$v = 42$$

Les cônes cristallins se dissèquent sans difficulté et ont une forme en cloche bien régulière. L'interférométrie (photo III - 71) donne un indice constant et égal à

$$n_Y = 1{,}347$$
$$v = 52$$

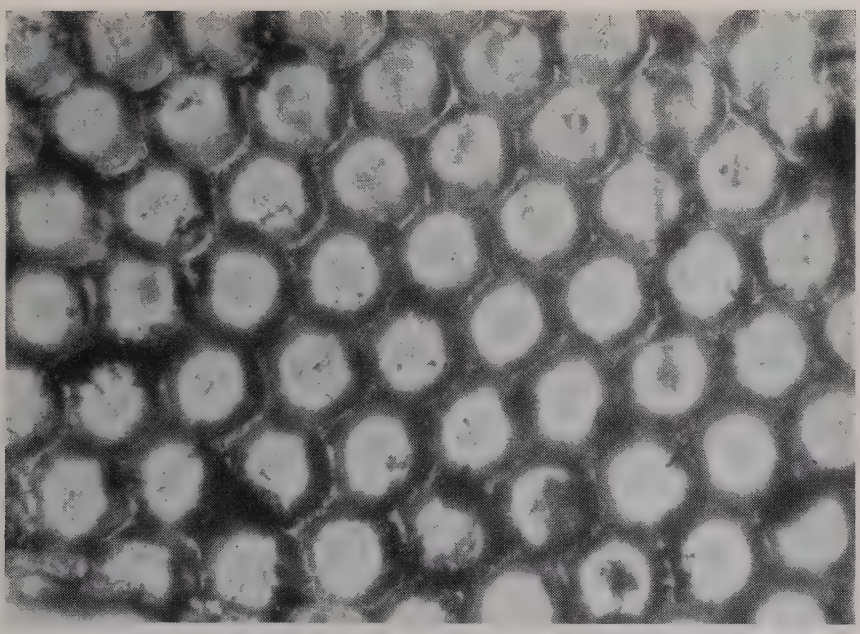

Figure III - 68

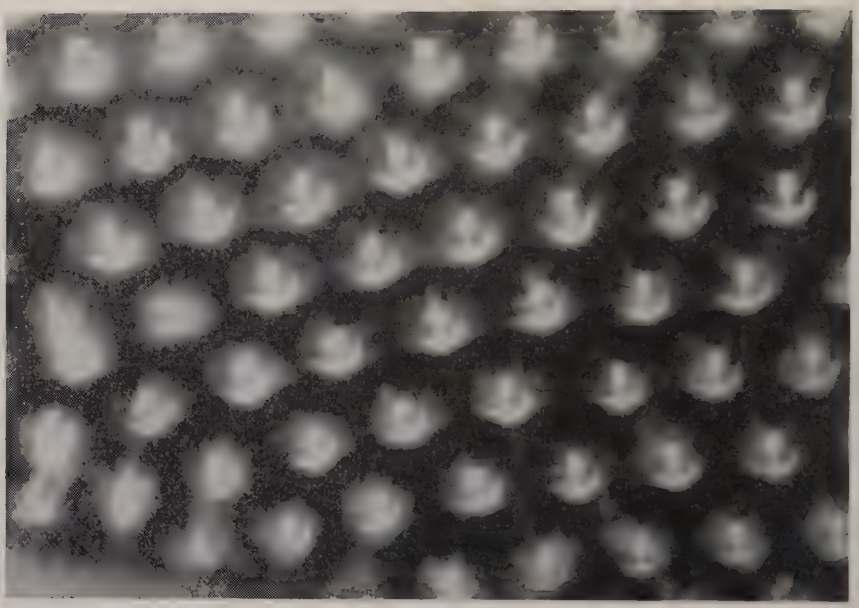

Figure III - 69

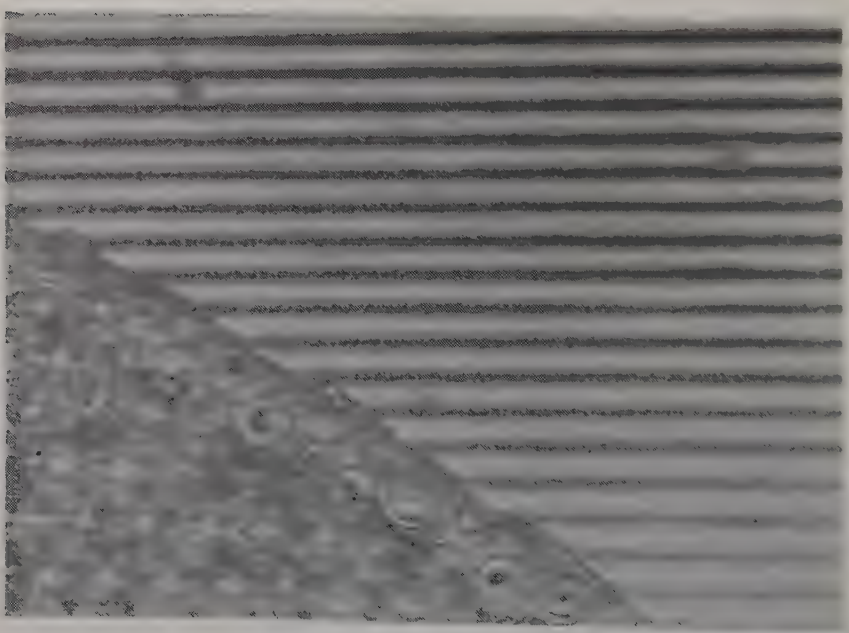

Figure III - 70

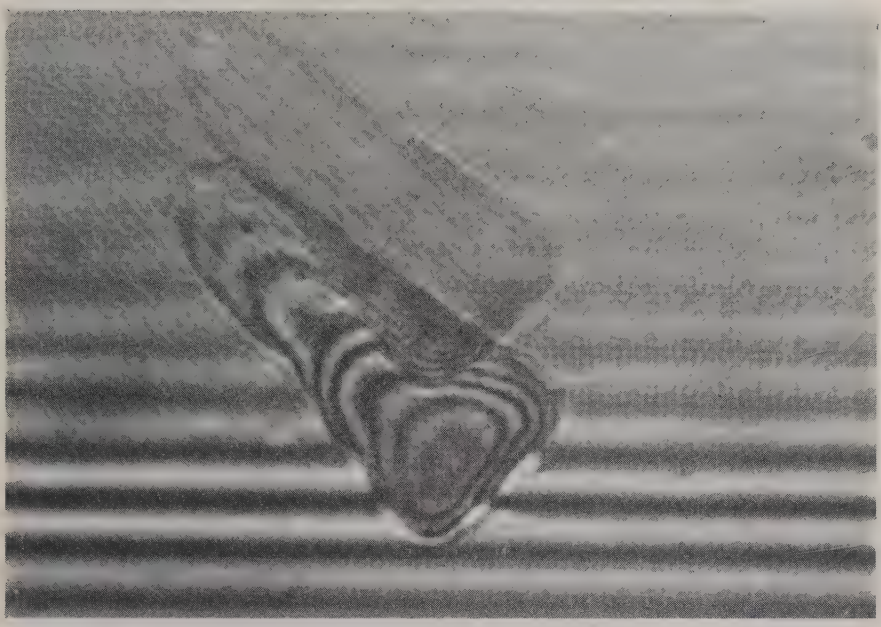

Figure III - 71

d. *Ephippiger sp.* — Il s'agissait de larves du genre Ephippiger, dont on n'a pu déterminer l'espèce. La cornée est relativement mince pour un Insecte : 20 µm. Les facettes sont grossièrement circulaires, fortement convergentes. La figure III - 72 montre l'interférométrie dans l'eau : les franges sont de formes assez tourmentées, marquant l'existence de fortes aberrations géométriques. La figure III - 73 montre le même fragment de cornée dans l'huile. Les franges sont encore irrégulières. On calcule :

$$n_Y = 1{,}551$$
$$v = 50$$

Les cônes sont de forme compliqué. Il semble que les irrégularités des franges soient dues aux irrégularités de la surface. On trouve (photo III - 74) :

$$n_Y = 1{,}360$$
$$v = 54$$

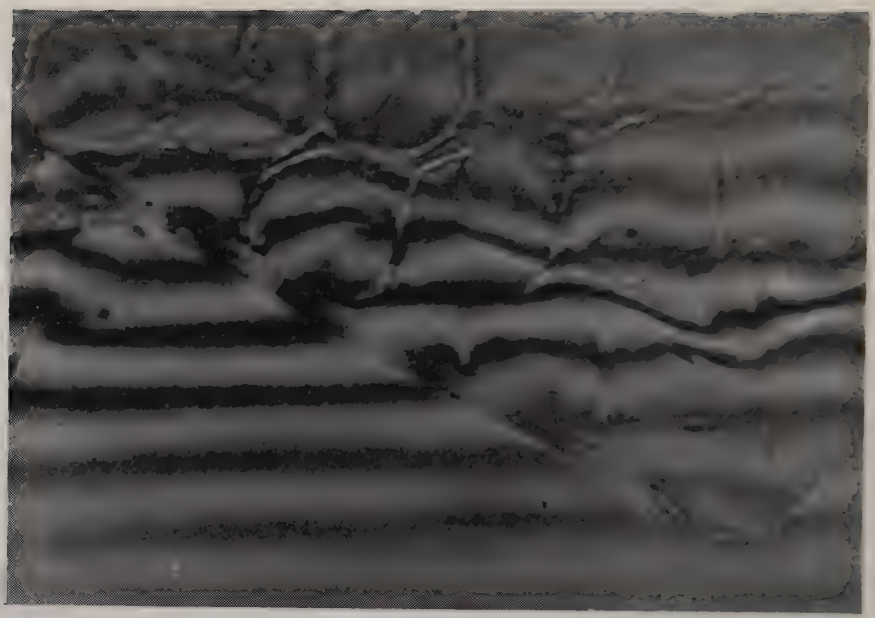

Figure III - 72

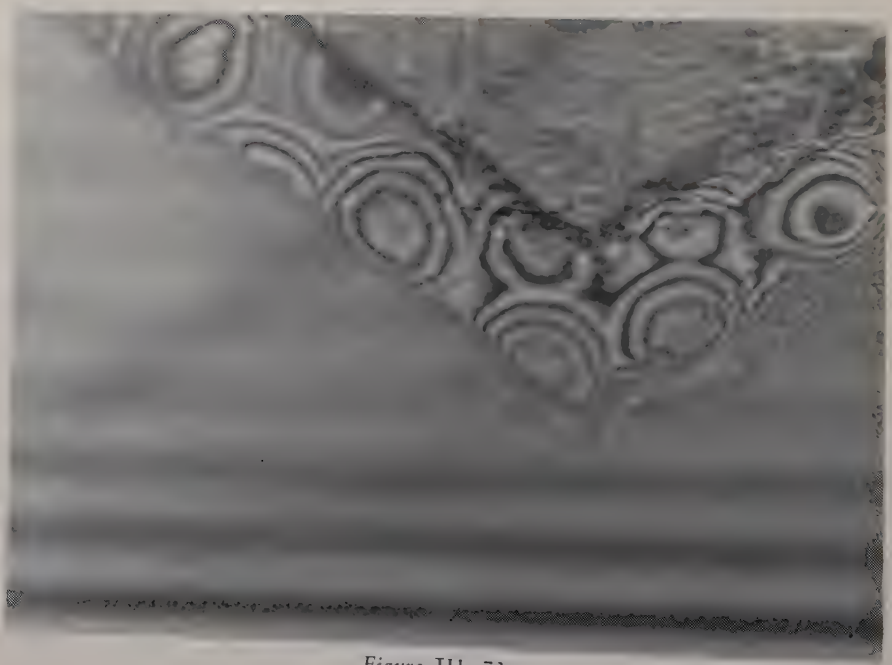

Figure III - 73

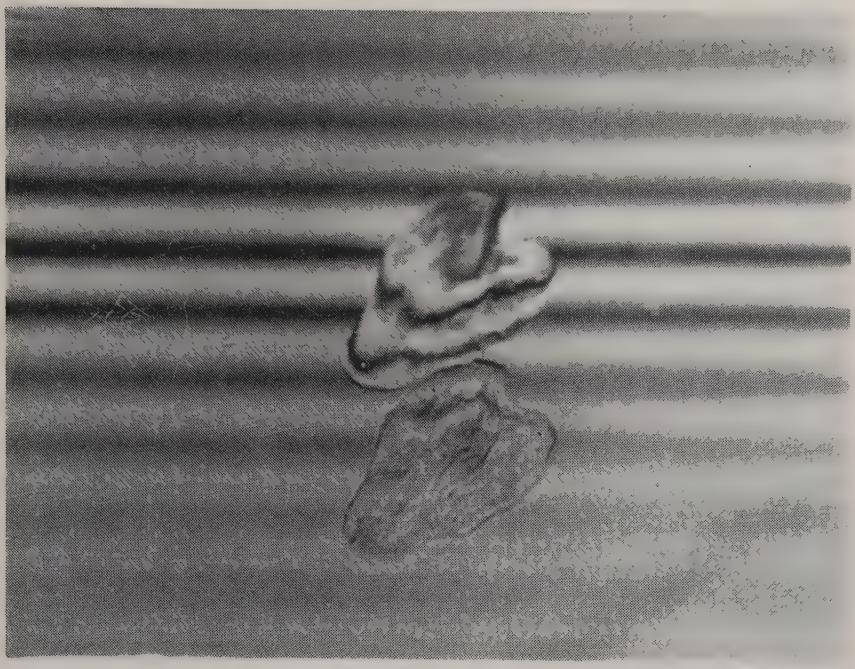

Figure III - 74

e. *Pieris brassicae.* — C'est le Papillon blanc du Chou, bien connu. La cornée a une épaisseur de 15 µm. Les facettes sont des hexagones bien réguliers, comme il advient en général chez les Papillons. Leurs centres sont distants d'une quarantaine de µm. Elles sont moyennement convergentes. On calcule :

$$n_Y = 1{,}541$$
$$v = 60$$

Les cônes (photos III - 77 et III - 78) sont de révolution, de forme régulière. La structure est compliquée. Il semble exister, de l'extérieur de l'œil, à l'intérieur : une couche de fort indice, une couche de faible indice, enfin, en arrière, une partie de fort indice. On calcule :

$$n_Y = 1{,}343$$
$$v = 57$$

pour les couches de fort indice, et

$$n_Y = 1{,}338$$
$$v = 66$$

pour les couches de faible indice

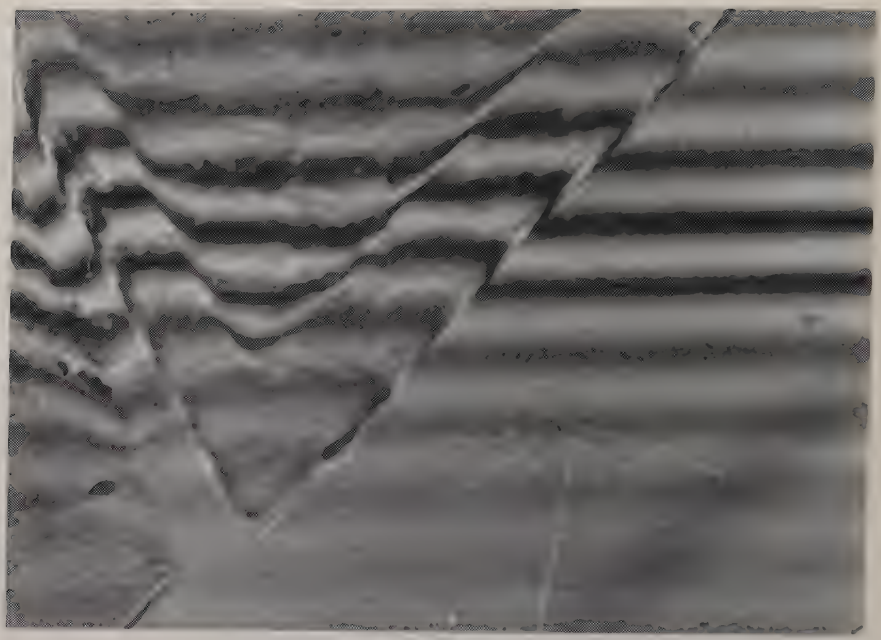

Figure III - 75

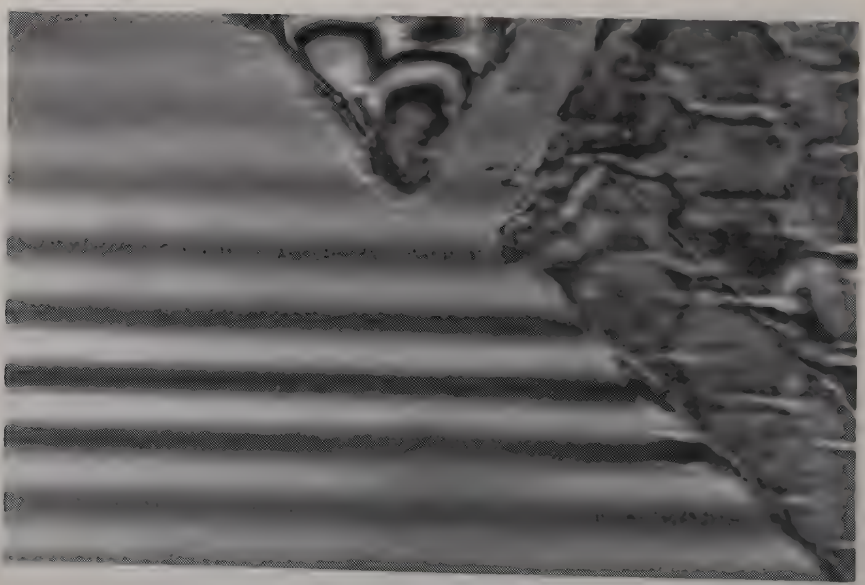

Figure III - 76

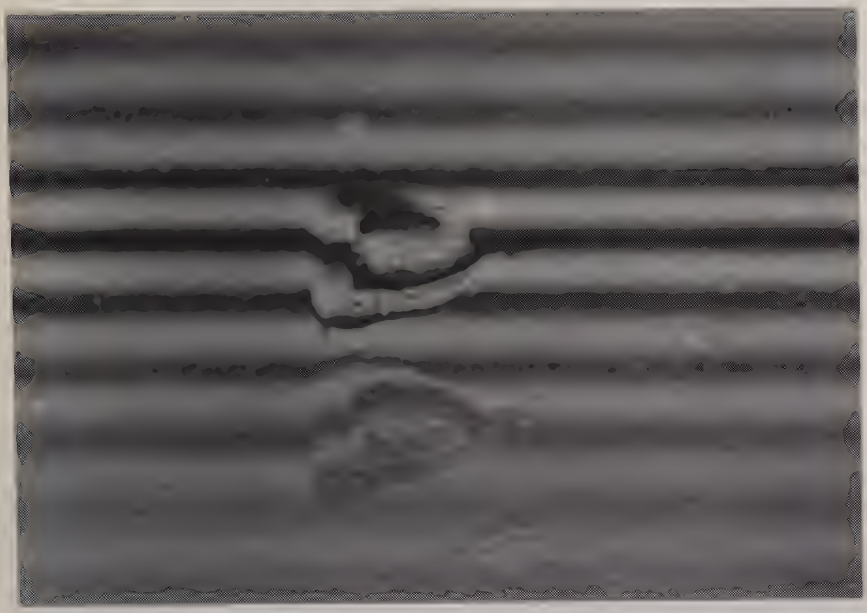

Figure III - 77

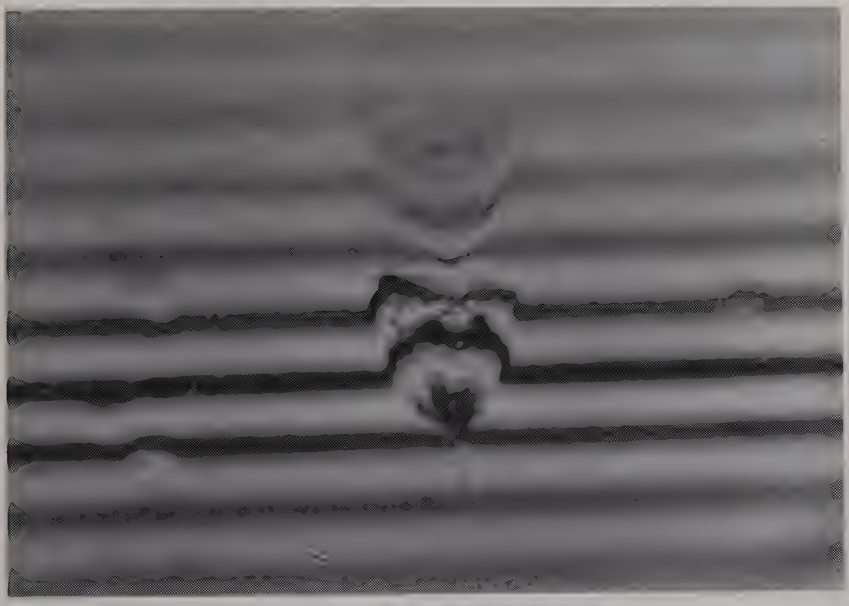

Figure III - 78

f. *Papilio podalirius.* — La cornée a une épaisseur de 18 µm. Les facettes sont bien régulières, hexagonales. La convergence est très faible et les aberratons géométriques très importantes (photo III - 79). On trouve :

$$n_Y = 1{,}537$$
$$r = 45$$

On ne peut pas disséquer les cônes.

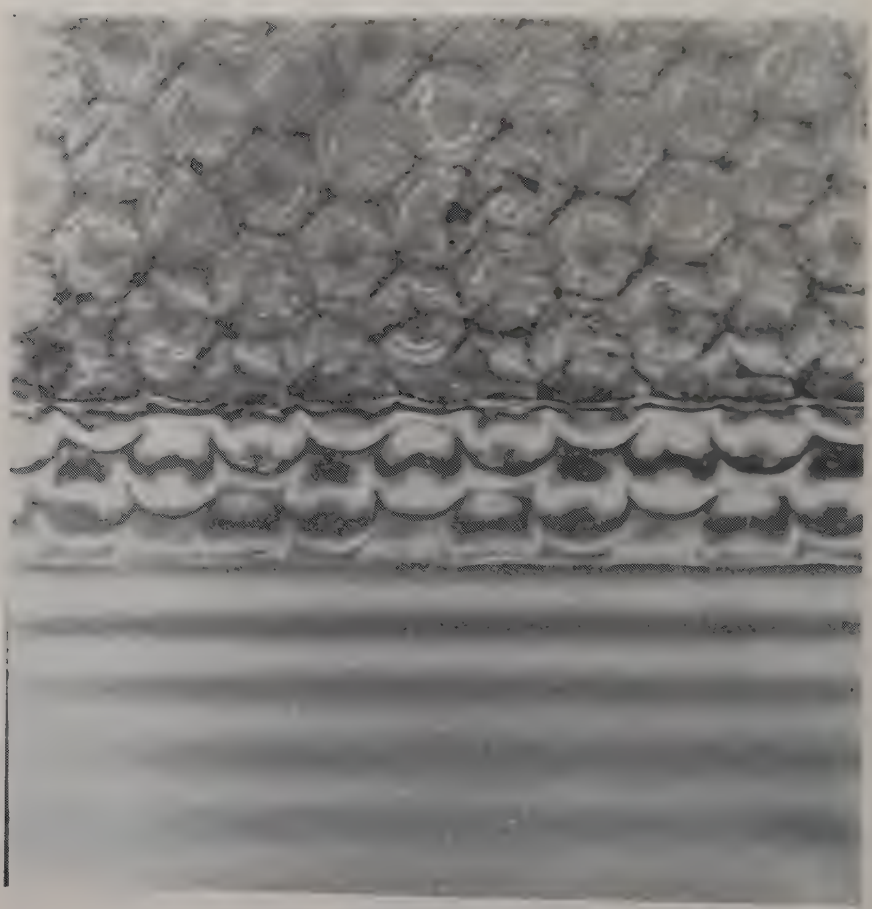

Figure III - 79

g. *Vanessa atalanta.* — La cornée a une épaisseur de 16 µm. Les facettes sont quasi-circulaires, d'une diamètre de 25 µm. L'interféromètrie donne des franges irrégulières en lemniscates (fig. III - 80). On trouve

$$n_Y = 1{,}542$$
$$v = 45$$

On ne peut disséquer les cônes.

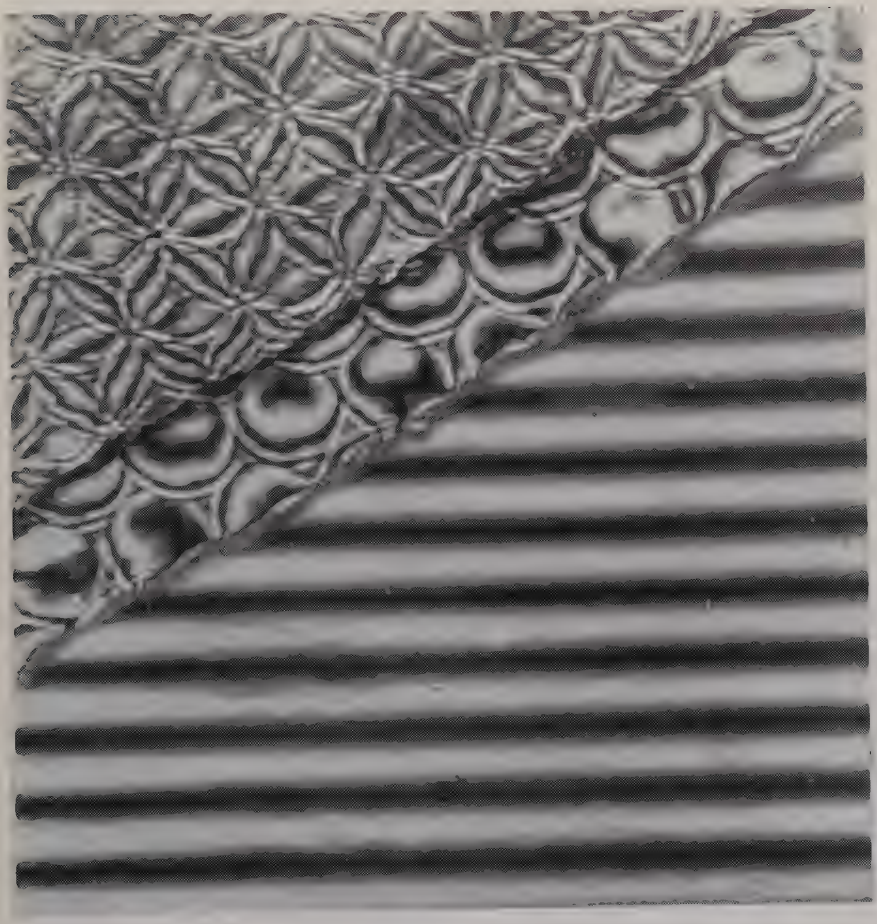

Figure III - 80

h. *Pararge aegeria.* — La cornée a une épaisseur de 12 µm. Les facettes sont hexagonales, bien régulières, de centres distants de 25 µm, très peu convergentes comme le montre l'interférométrie. On notera la forme de lemniscates des franges, marque d'une forte aberration de sphéricité. On trouve (photo III--81) :

$$n_Y = 1{,}517$$
$$r = 50$$

Les ommatidies se séparent bien, ce qui est très rare chez les Insectes. La photo III - 82 montre une ommatidie. On la comparera utilement avec l'ommatidie du Crabe *Callinectes sapidus*. L'interférométrie mon-

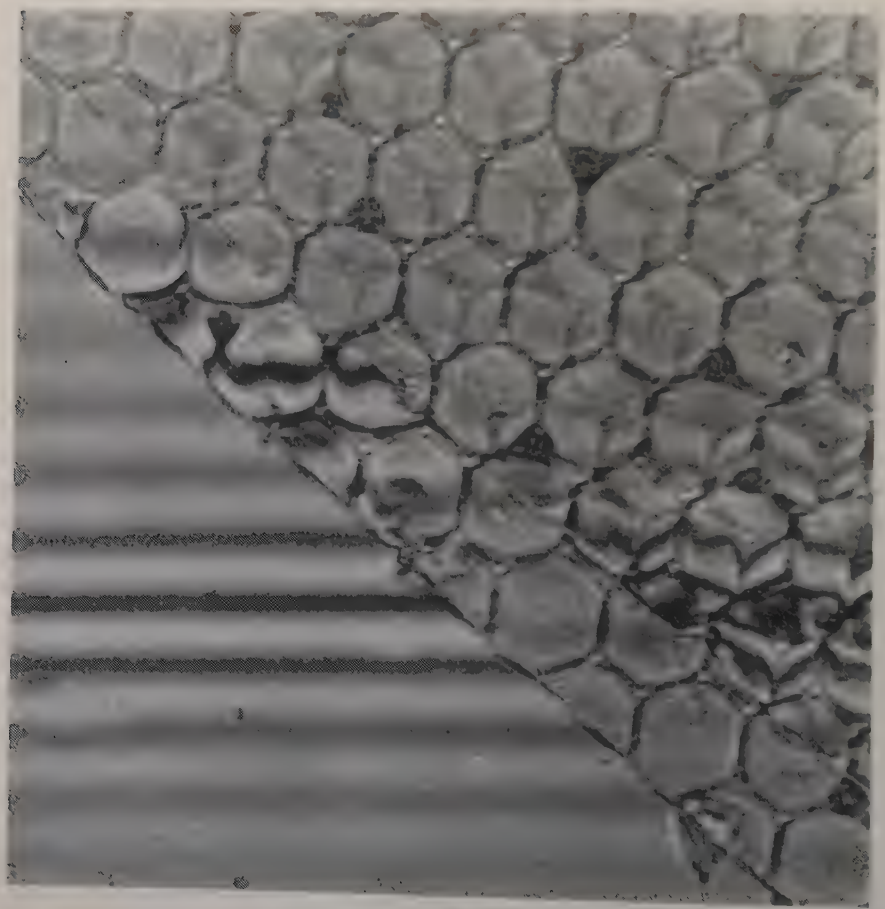

Figure III - 81

tre l'existence dans le cône cristallin d'un noyau de faible indice. On calcule un indice total (photo III--83) :

$$n_Y = 1{,}397$$
$$v = 60$$

et pour le noyau un indice :

$$n_Y = 1{,}364$$
$$v = 61$$

La différence est relativement importante et de sens inverse à celui que postulait Exner.

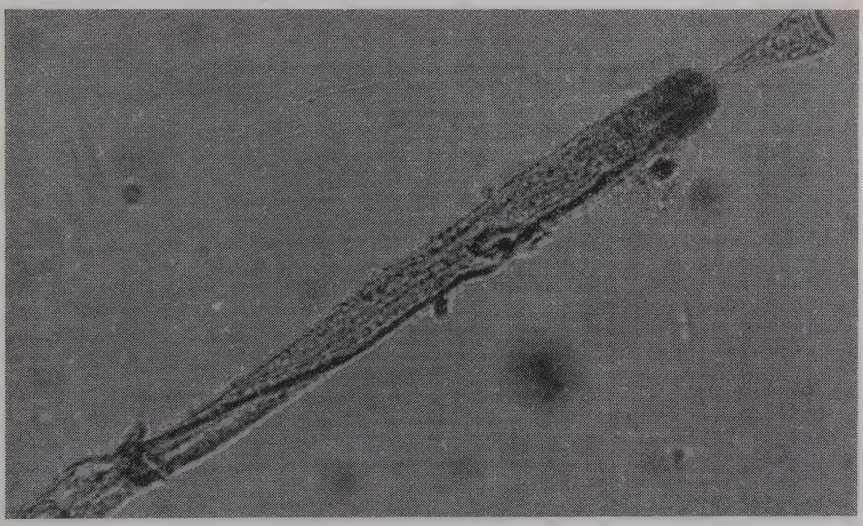

Figure III - 82

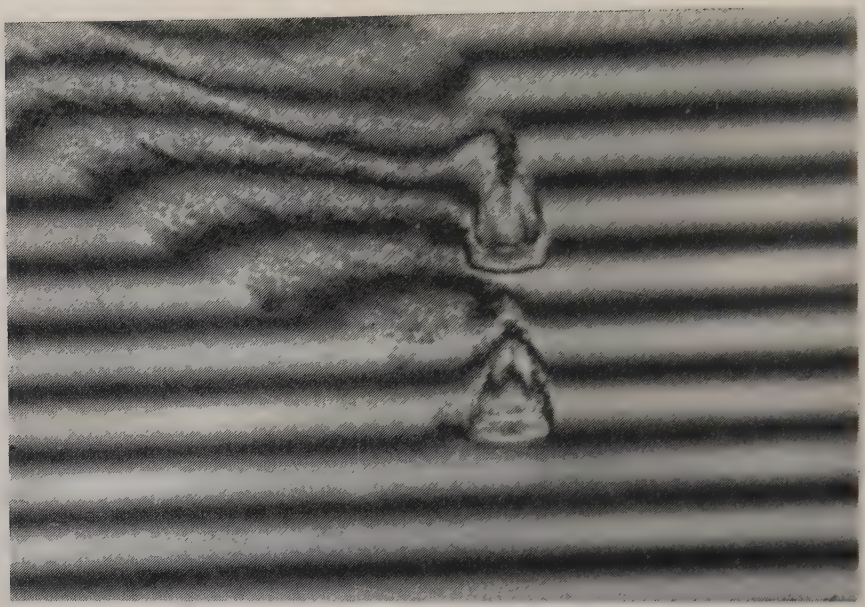

Figure III - 83

i *Leucochloe daplidice.* — La cornée est assez mince, 10 à 12 µm, avec des facettes hexagonales, dont les centres sont distants d'une vingtaine de µm. Ces facettes sont assez fortement convergentes, ainsi que le montre l'interférométrie dans l'huile (photos III - 84 et III - 85). On a

$$n_Y = 1{,}550$$
$$v = 46$$

Les cônes, très difficiles a disséquer et obtenir intacts, sont coniques. L'interférométrie (fig. III - 86) montre des franges grossièrement elliptiques, le sommet de l'ellipse étant remplacé par une corde grossièrement rectiligne, ce qui semblerait indiquer l'existence d'un noyau de *faible* indice. On a

$$n_Y = 1{,}405$$
$$v = 57$$

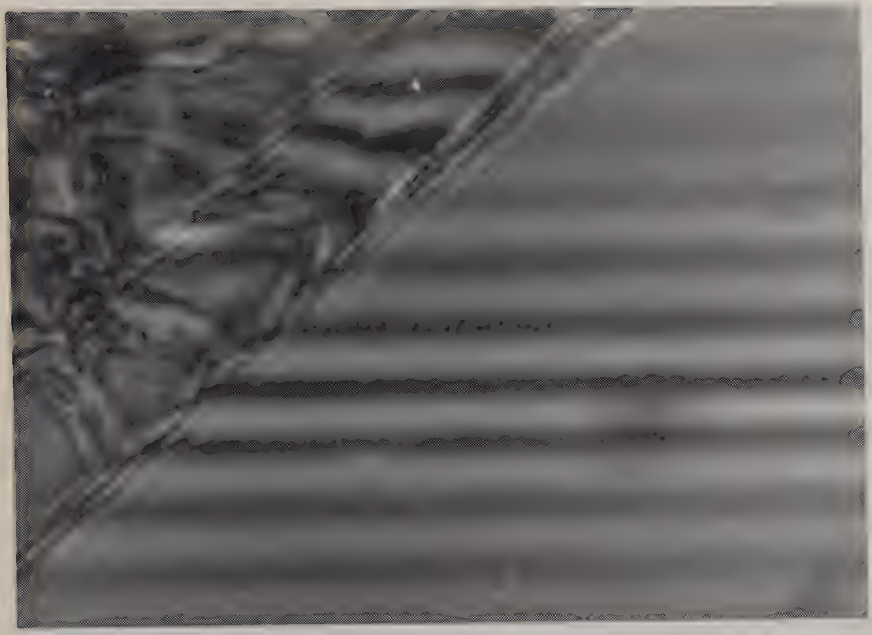

Figure III - 84

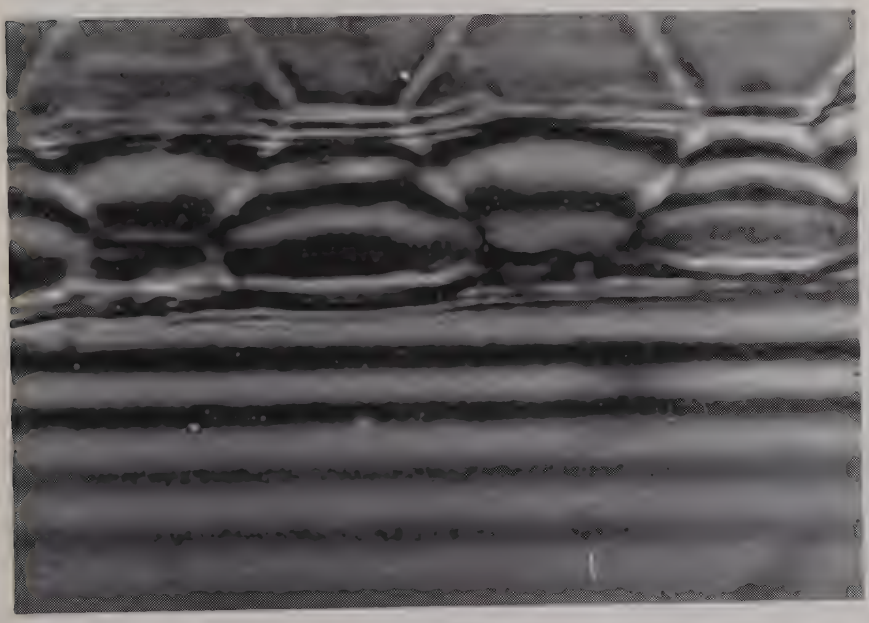

Figure III - 85

Figure III - 86

j *Calliphora sp.* — La cornée est très mince, 6 à 7 µm. Alors que dans la plupart des espèces rencontrées, les facettes avaient une forme et des dimensions constantes pour l'œil tout entier, ici au contraire (photos III - 87, III - 88 et III - 89) on a tous les intermédiaires entre des carrés et des hexagones réguliers. Les dimensions sont de l'ordre de 25 à 30 µm. L'interférométrie (photos III - 90 et III - 91) montre que la convergence est elle aussi variable. On trouve :

$$n_Y = 1{,}554$$
$$v = 42$$

On ne peut disséquer les cônes.

Figure III - 87

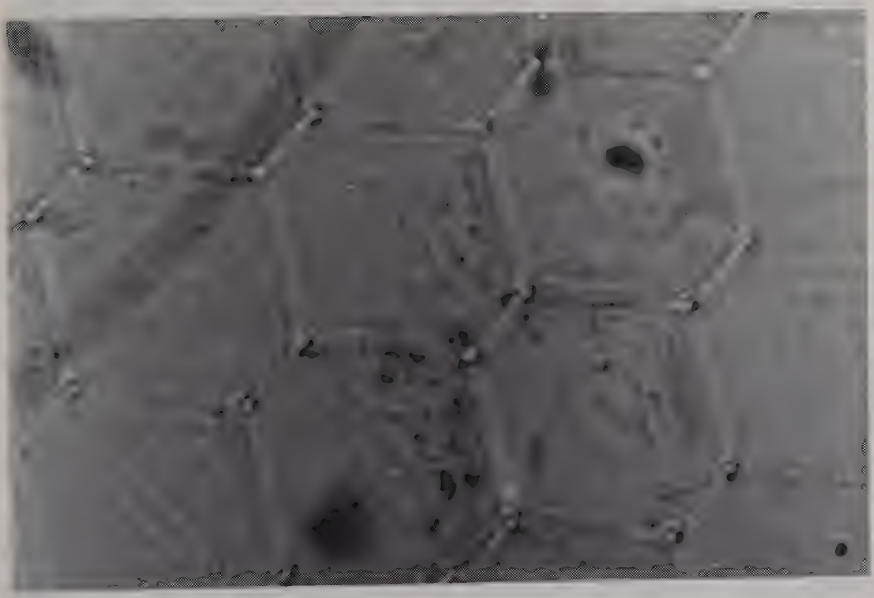

Figure III - 88

Figure III - 89

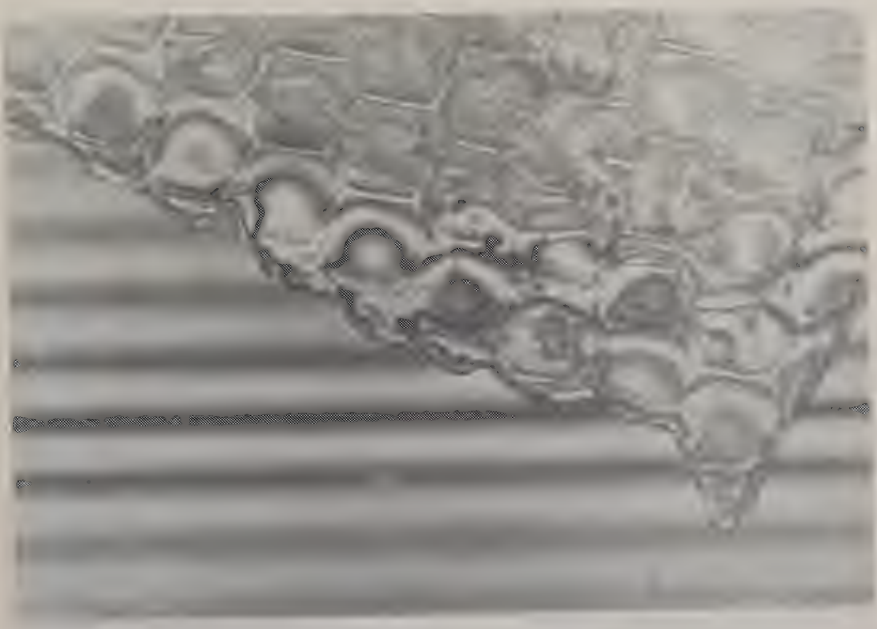

Figure III - 90

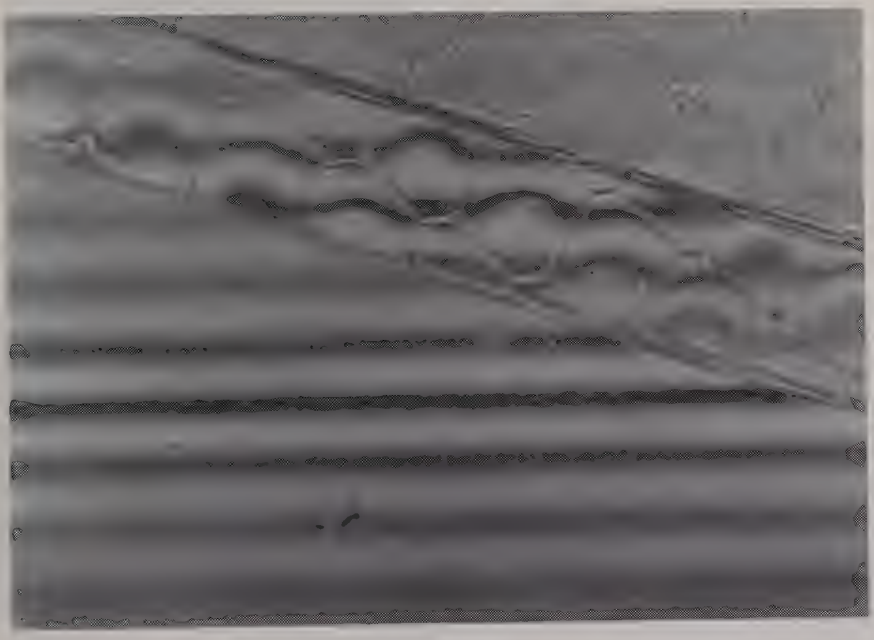

Figure III - 91

k. *Xylocopa violacea.* — C'est un grand (2 à 3 cm) et bel Insecte, au vol rapide et au redoutable aiguillon. Il est recouvert d'une toison épaisse et noire aux reflets violets. Ses yeux, très grands, réniformes, possèdent une cornée très épaisse (110 à 115 µm). Les facettes sont relativement peu convergentes (photo III - 92). On trouve :

$n_Y = 1{,}519$

$\iota = 47$

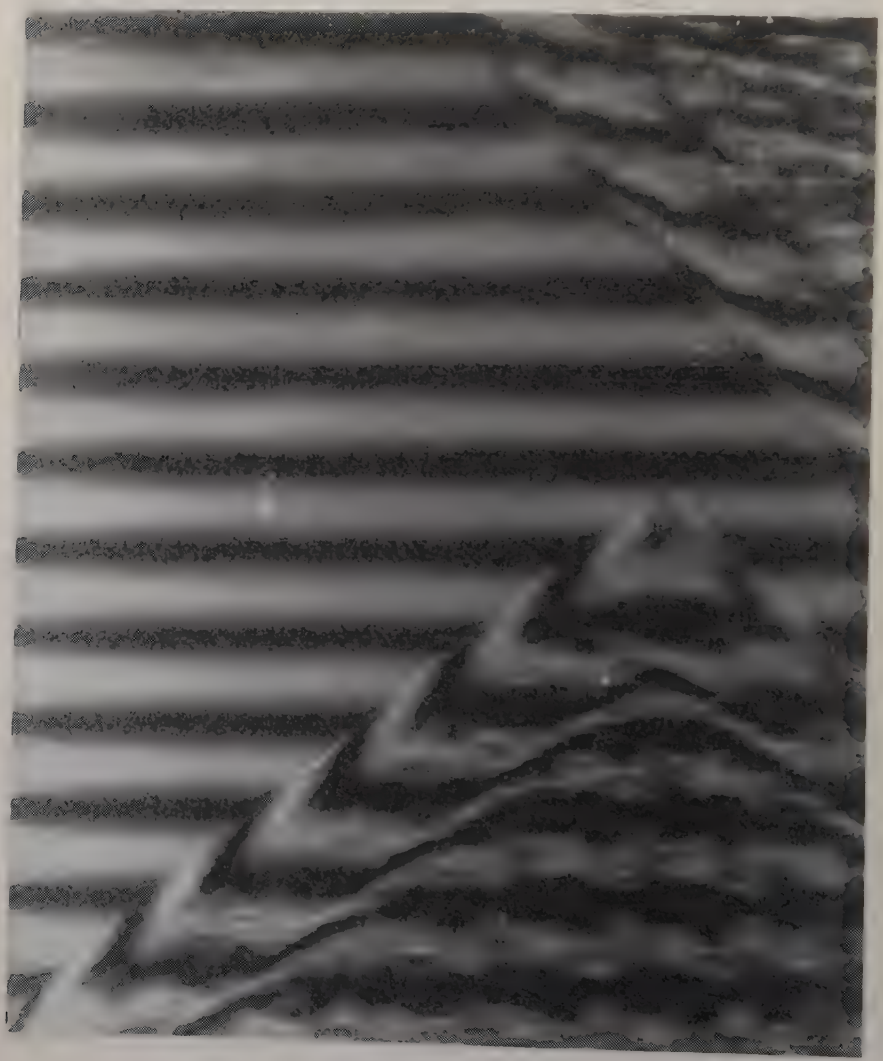

Figure III - 92

Nous avons étudié la cornée en lumière polarisée. Les photos III - 93 à III - 96 représentent la même cornée entre polaroids croisés, le polarisateur fournissant une lumière polarisée parallèlement au grand côté de la photo. Le centre des facettes ne semble pas biréfringent. Par contre, les bords des facettes, ou mieux, les jonctions des facettes sont biréfringentes. L'ensemble évoque une structure grossièrement de révolution autour de l'axe de la facette, un peu comme chez la Limule. Chez *Xylocopa* pas plus que chez la Limule, une telle structure ne peut suffire à la perception de la lumière polarisée.

Nous n'avons pas pu séparer les cônes cristallins.

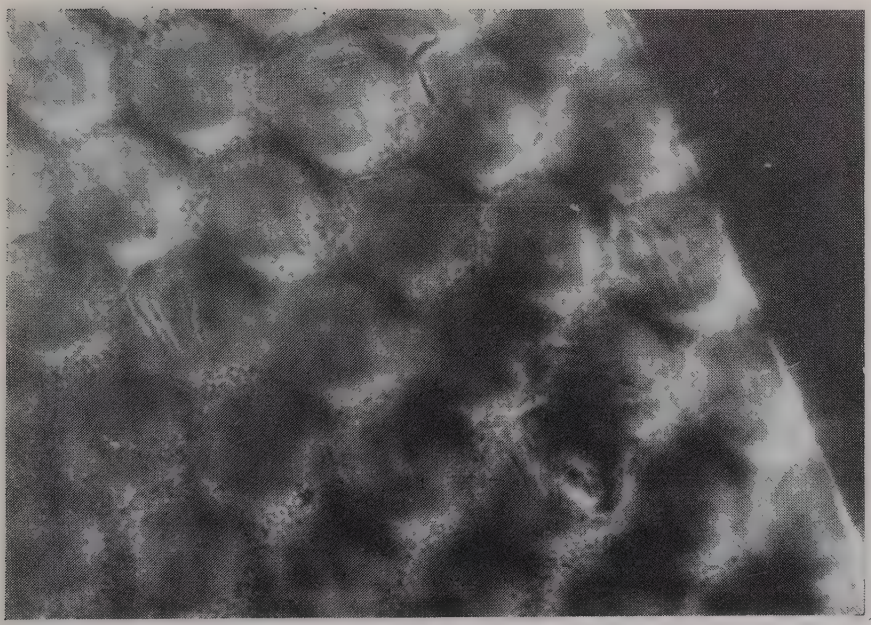

Figure III - 93

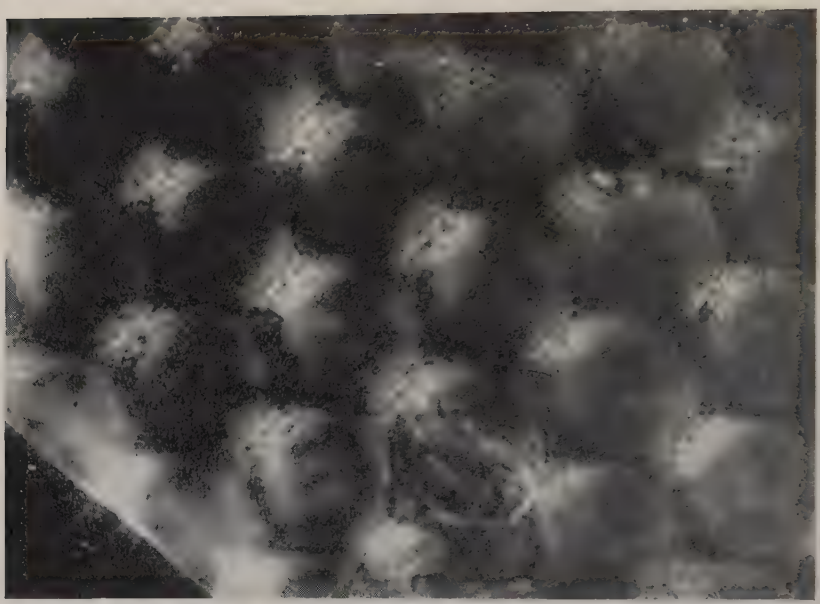

Figure III - 94

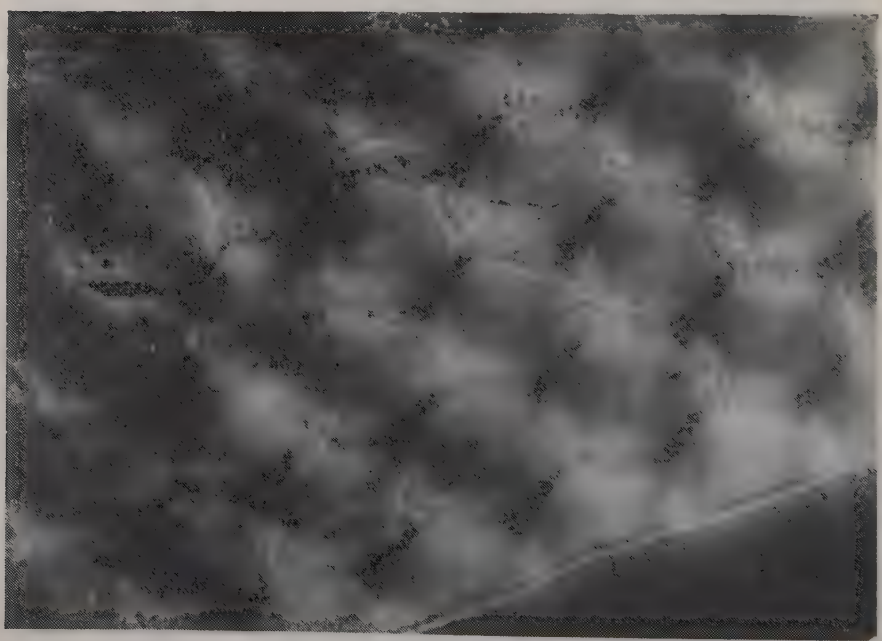

Figure III - 95

Figure III - 96

1. *Bombus hortorum.* — C'est un bel Insecte à l'abdomen annelé en noir et or. Ses glandes à venin secrètent un liquide particulièrement toxique. La cornée est assez épaisse, de 30 µm. Les facettes, hexagonales, ont leurs centres distants de 35 à 40 µm (fig. III - 97). Elles sont assez convergentes et l'interférométrie (photo III - 98) donne :

$$n_Y = 1{,}518$$
$$v = 42$$

Les cônes cristallins se dissèquent mal, leur forme est souvent irrégulière. L'interférométrie (photo III - 99) montre que le cône n'est pas constitué d'une substance homogène. Il semble que le noyau soit moins réfringent que les couches corticales. On calcule :

$$n_Y = 1{,}398$$
$$v = 55$$

pour le cristallin total, et

$$n_Y = 1{,}400$$
$$v = 55$$

pour les couches corticales.

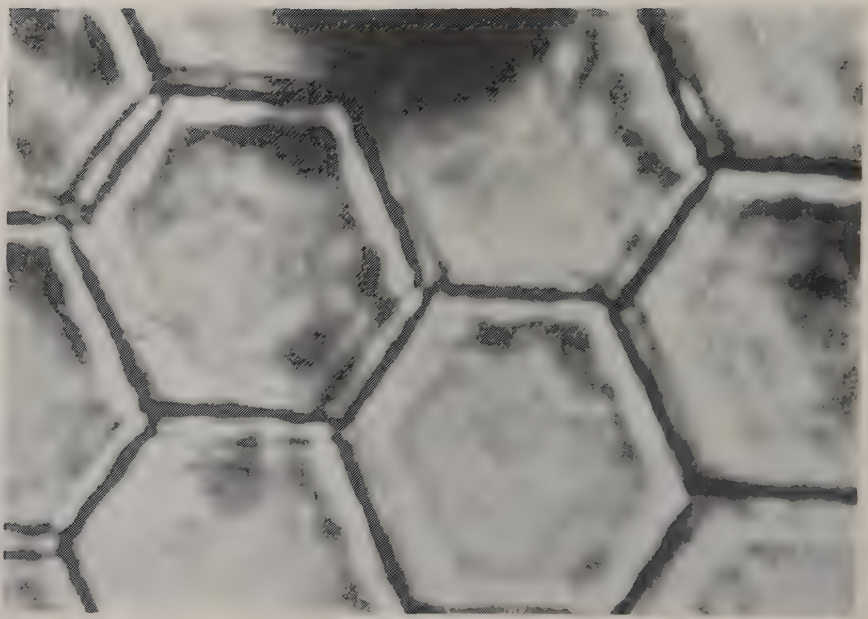

Figure III - 97

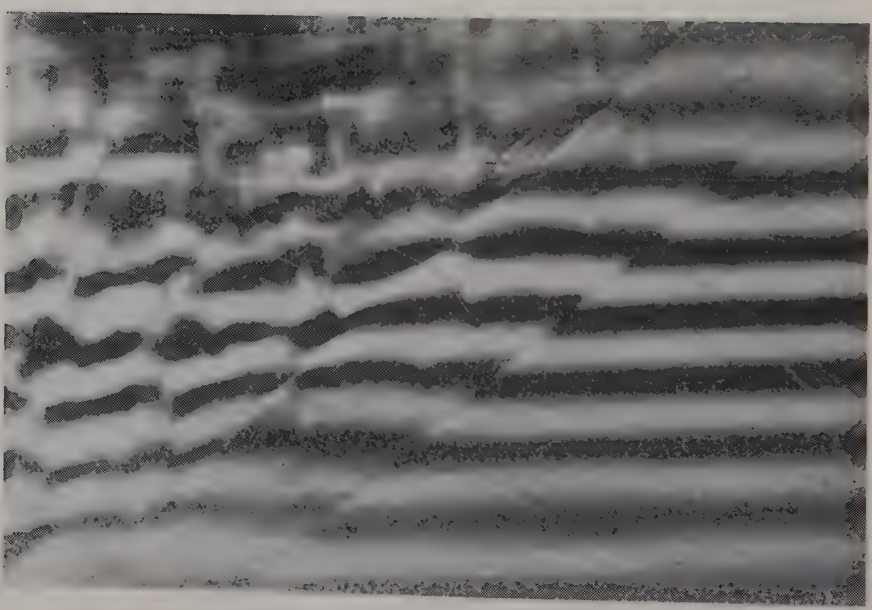

Figure III - 98

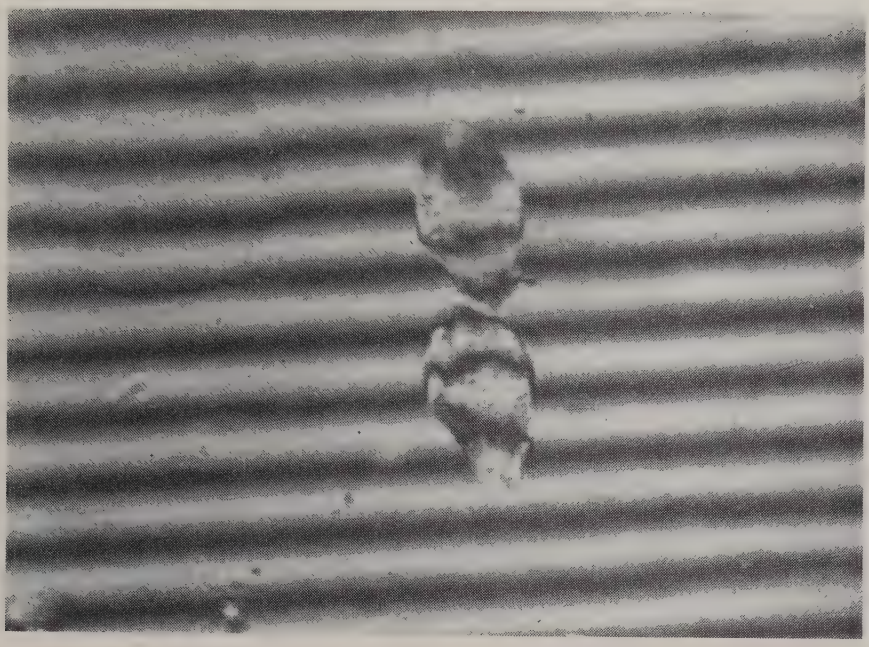

Figure III - 99

m. *Apis mellifica.* — C'est l'Abeille, bien connue. La cornée est d'épaisseur moyenne : 25 µm. Les facettes sont hexagonales, bien régulières (photo III - 100) de centres distants de 20 à 25 µm. Elles sont fortement convergentes, les aberrations géométriques, sans être négligeables, sont mons importantes que dans d'autres espèces (fig. III - 102 et III - 103). On trouve :

$$n_Y = 1{,}520$$
$$v = 43$$

Les cônes cristallins, relativement faciles à obtenir, ont une forme assez régulière (fig. III - 101). La substance est assez homogène, avec, peut-être, un noyau à faible indice. L'indice moyen est :

$$n_Y = 1{,}400$$
$$v = 57$$

Figure III - 100

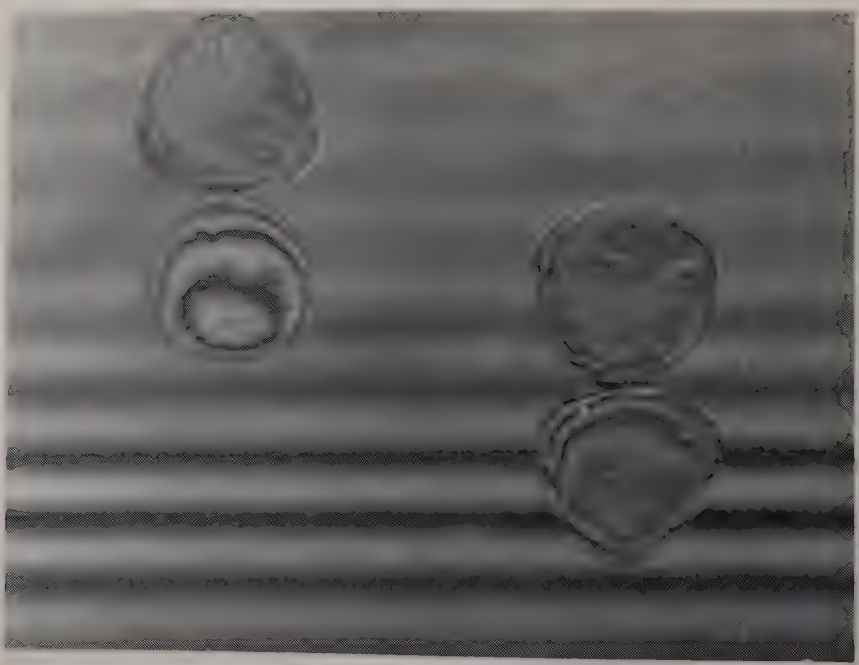

Figure III - 101

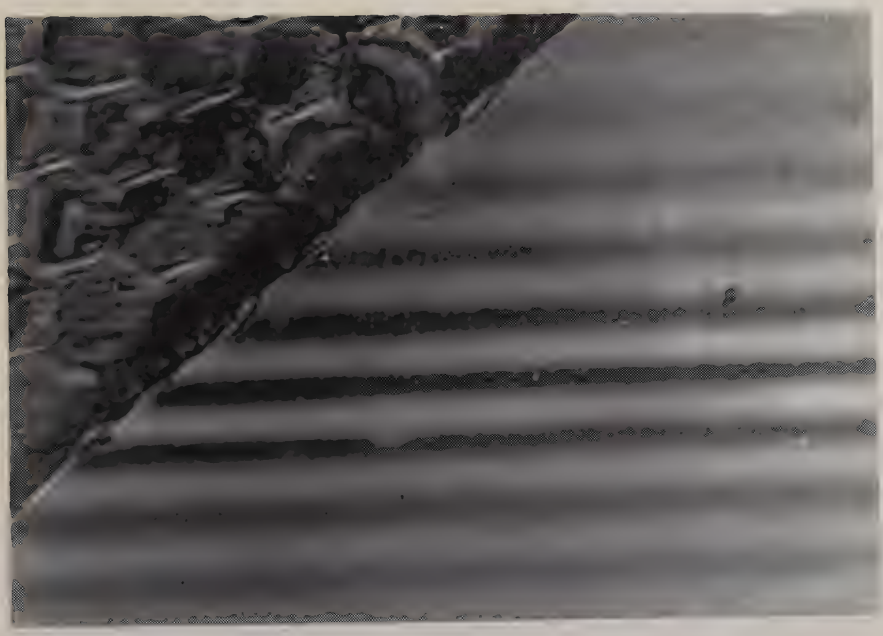

Figure III - 102

Figure III - 103

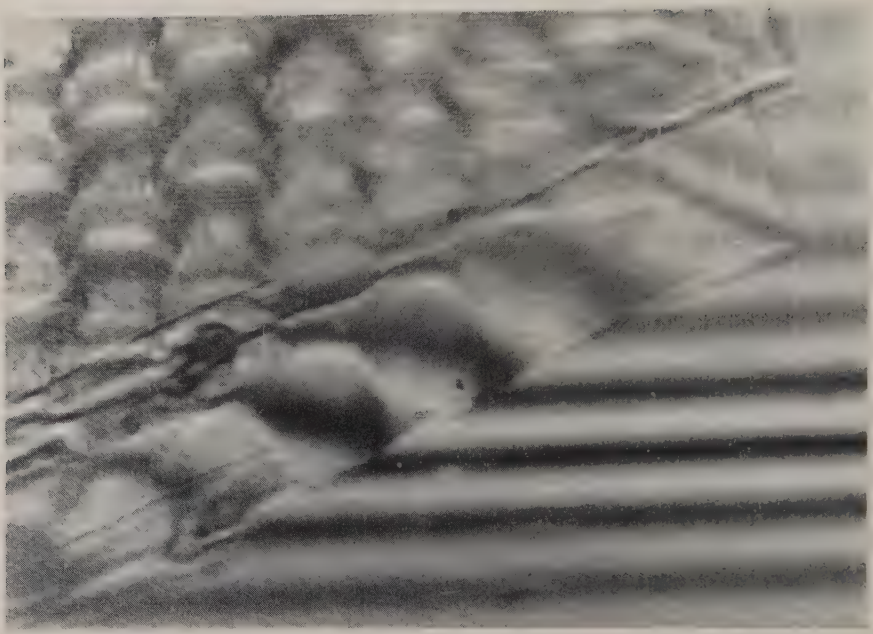

Figure III - 104

n. *Anthidium interruptum.* — C'est une Abeille sauvage d'une belle couleur rousse. Les facettes sont en forme d'hexagones réguliers, de centres distants de 30 à 35 µm, fortement convergentes (fig. III - 104). L'épaisseur est de 40 µm. L'interférométrie dans l'huile montre des franges de forme représentée par la figure II - 8 b (page 37), ce qui montre que les facettes, fortement convergentes sur les bords, sont plutôt divergentes au centre : c'est une très forte abberation de sphéricité, et il est impossible d'avoir une image de la pince crocodile. On calcule :

$$n_Y = 1{,}525$$
$$v = 46$$

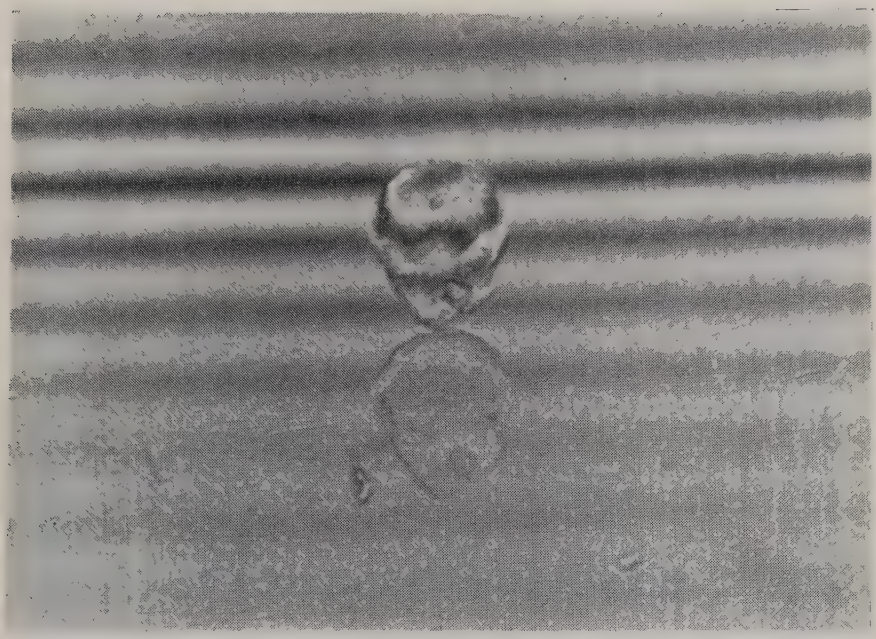

Figure III - 105

Les cônes se dissèquent mal. Nous en avons toutefois obtenu plusieurs, dont la figure III - 105 donne un exemple. Les cônes ont un diamètre de 25 à 35 μm, une longueur de 30 à 40 μm. Ils sont de révolution. Les franges ont la forme donnée par la figure II - 8 b, ce qui montre l'existence d'un noyau de faible indice, entouré de couches de fort indice. On trouve pour le noyau :

$$n_Y = 1{,}350$$

et pour les couches périphériques :

$$n_Y = 1{,}352$$

La différence, d'ailleurs faible, est en sens inverse de celle que postulait Exner. Dans les deux cas, noyau et écorce, on a

$$v = 56$$

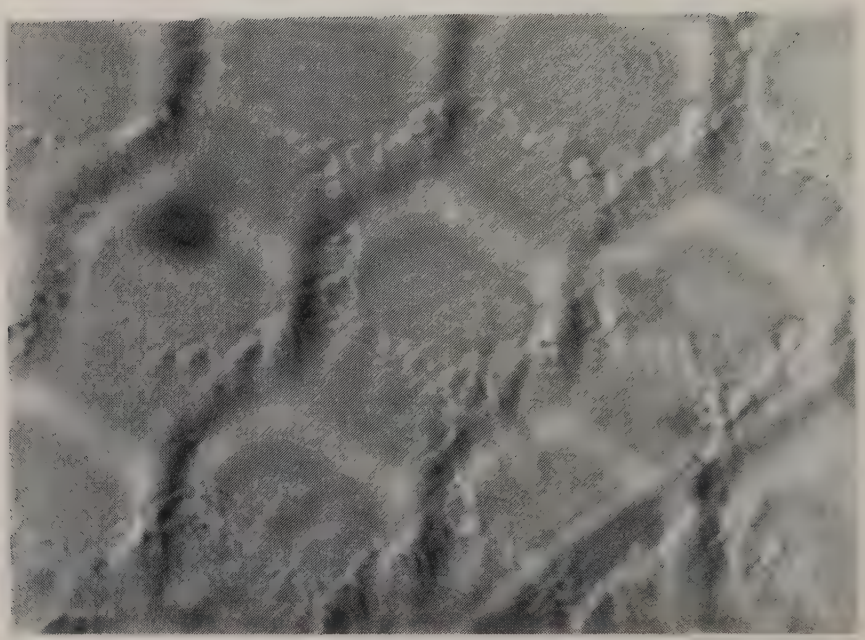

Figure III - 106

o. *Pollistes gallicus.* — C'est une Guèpe d'une belle couleur jaune, très commune. La cornée est épaisse, une quarantaine de µm. Les facettes sont des hexagones bien réguliers, de centres distants de 25 µm. La figure III - 106 montre la cornée. L'aspect dissymétrique des facettes est dû à la grande épaisseur de la cornée, rendant difficile la mise en parallélisme de l'axe de la facette et de l'axe optique du microscope. Les facettes sont très légèrement divergentes ainsi que le montre l'interférométrie (fig. III - 107). On voit, en effet, que sur les bords des facettes le décalage des franges est plus grand qu'au centre. On trouve :

$$n_Y = 1{,}574$$
$$v = 32$$

Les cônes cristallins se dissèquent très mal. Il est difficile de les avoir en bon état, aussi est-il difficile de dire si les irrégularités des franges sont dues à des variations d'indice, ou à des défauts de surface. On devine (fig. III - 109) un noyau de fort indice entouré d'une couche de faible indice, elle-même entourée d'une écorce de fort indice. L'indice moyen est :

$$n_Y = 1{,}360$$
$$v = 55$$

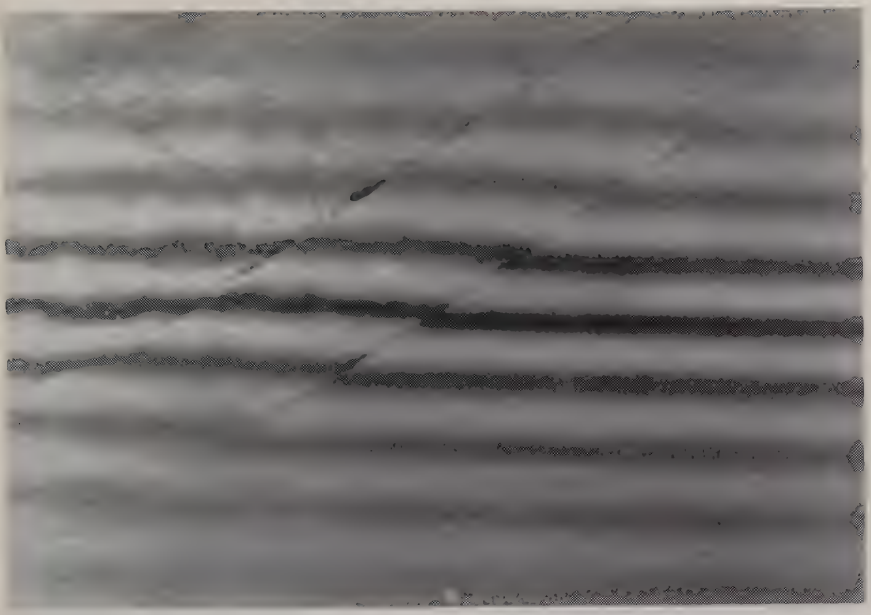

Figure III - 107

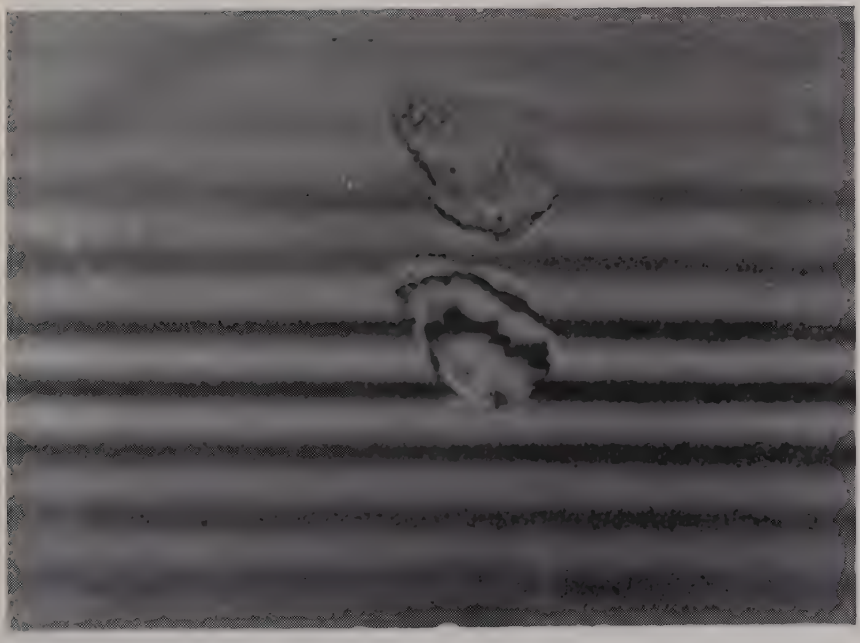

Figure III - 108

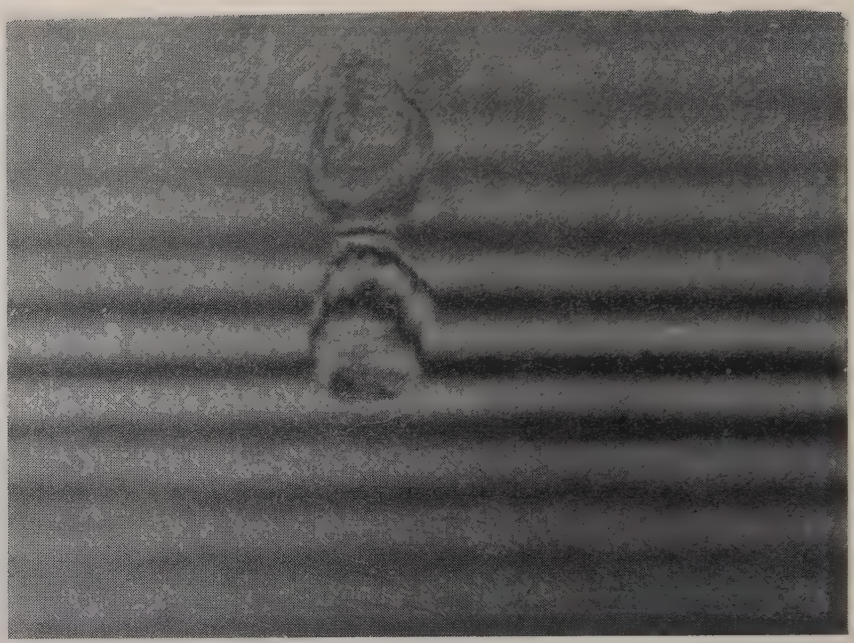

Figure III - 109

Aeschna mixta. — Chez les Odonates, les yeux sont particulièrement volumineux. Les cônes cristallins se dissèquent relativement bien. Ils sont approximativement cylindro - coniques d'indice constant et égal à

$$n_Y = 1{,}386$$

Les facettes sont hexagonales, fortement convergentes et d'indice :

$$n_Y = 1{,}521$$

La constringence n'a pas été mesurée.

Nous avons, dans cette espèce, réussi à déterminer l'indice du rhabdome. Pour cela, le microscope a été muni d'un objectif à immersion de grandissement 105. La figure III - 110 montre les franges en lumière monochromatique de longueur d'onde 542 nm. L'image est assez floue en raison de l'importance de la diffraction. On détermine cependant un indice :

$$n_Y = 1{,}65$$

avec une incertitude assez importante. Nous estimons l'erreur absolue sur l'indice à $\pm$ 0,10. En tout état de cause, l'indice du rhabdome semble extrêmement élevé.

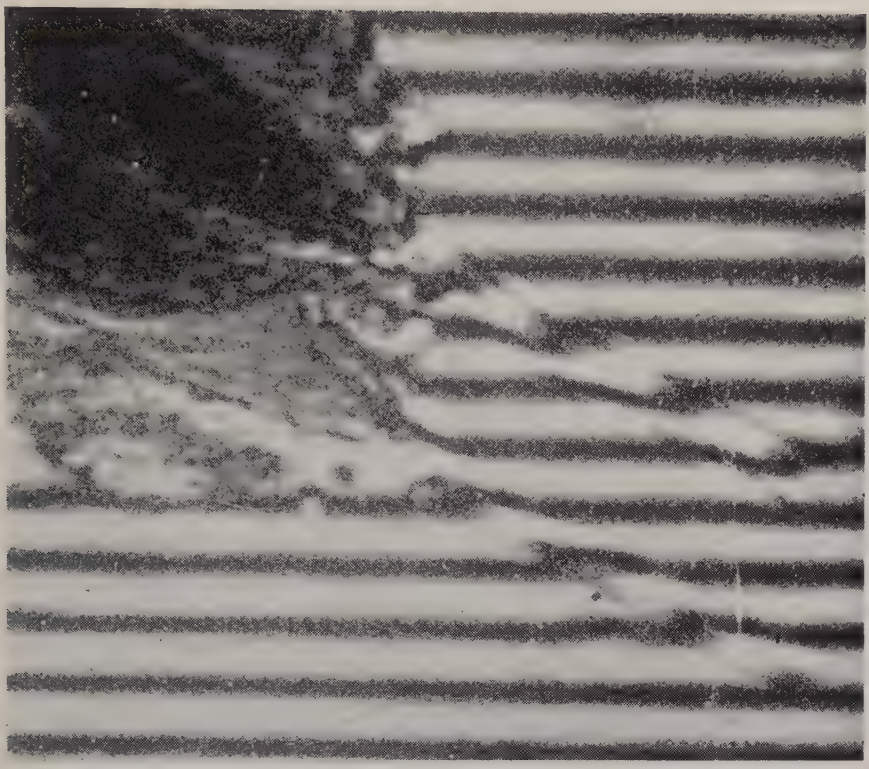

Figure III - 110

Les résultats de nos mesures peuvent se résumer ainsi :

1. Chez la Limule, l'ommatidie a une structure optique compliquée et ne se comporte absolument pas comme l'avait supposé Exner.

2. Chez les Crustacés et les Insectes, la cornée, d'indice constant et élevé (en général supérieur à 1,515), est pourvue de facettes en général convergentes, mais avec de fortes aberrations géométriques. Les aberrations chromatiques sont négligeables devant les aberrations géométriques. La dispersion est forte.

3. Les « cônes cristallins » ne sont presque jamais coniques. Leur indice est, soit constant (Crustacés, certains Insectes), soit variable : dans le dernier cas, l'indice ne suit pas les descriptions de Matthiessen et Exner. L'indice est peu élevé (1,34 à 1,40), ainsi que la dispersion.

Nous n'avons donc pas trouvé d'yeux chez qui pût s'appliquer la description d'Exner.

CHAPITRE IV

DISCUSSION ET ESSAI DE SYNTHESE

On a vu que les résultats du chapitre précédent étaient bien concordants. S'il existe entre les différentes espèces de grandes différences entre les ommatidies en ce qui concerne leur anatomie et leur structure optique, par contre dans aucun des cas étudiés nous n'avons rencontré d'ommatidie du type Exner. Evidemment, nous n'avons étudié qu'un nombre de cas infime par rapport au nombre total des espèces de l'embranchement des Arthropodes. Il nous semble toutefois que l'on est en droit de rejeter non pas la vision en mosaïque, mais du moins la structure de l'ommatidie telle que l'avait supposée Exner. On a vu que les cônes cristallins qui sont, soit homogènes, soit hétérogènes avec des discontinuités d'indices, ne suivent jamais la description de Matthiessen et d'Exner. En particulier, nous n'avons pas pu trouver de cristallin assimilable à un système afocal : dans tous les cas de yeux typiquement « par superposition » que nous avons examinés, et qui étaient justement ceux chez qui l'interférométrie était particulièrement facile et précise, le cône cristallin ne se comportait absolument pas comme l'avaient postulé Exner et Matthiessen.

La distinction classique entre vision par apposition et vision par superposition nous paraît donc devoir être abandonnée. Il est bien certain qu'existent de très nettes différences anatomiques entre les différents yeux. Un examen même superficiel montre bien les différences qui existent entre l'œil d'une Abeille et l'œil d'un Homard, et un pur morphologiste peut être enclin de déduire de cette différence d'anatomie une différence de physiologie. Pour nous, nous pensons qu'il n'existe pas de différence essentielle, mais seulement des différences dans la structure anatomique dans la répartition du tissu conjonctif, du pigment, etc., la vision restant toujours du type en mosaïque par apposition. Il est possible que les morphologistes et les systématiciens trouvent bon de faire une différence, mais il serait préférable alors d'utiliser d'autres mots que superposition et apposition qui préjugent du fonctionnement dioptrique.

Un second groupe d'expériences nous paraît aller dans ce sens. Nous faisons allusion aux mesures du seuil en fonction de la direction pour une ommatidie isolée, en quelque sorte aux mesures du champ visuel des ommatidies séparées. Nous avons déjà cité les expériences de WIEDEMANN, par examen direct de la lumière transmise par l'ommatidie. Plus précises et plus probantes sont les mesures électrophysiologiques. Dans ce type d'expériences, l'ommatidie est éclairée par une source ponctuelle dont on fait varier la direction, tandis qu'on enregistre les électrorétinogrammes. Parmi les plus importantes, citons celles de WATERMANN pour la Limule et celle de WAHIZU *et al.* pour la Mouche Calliphora. Ces mesures sont parfaitement cohérentes. La réponse électrophysiologique est toujours en forme de courbe de Gauss. La figure IV - 1 représente la réponse de Calliphora. Il s'agit d'une courbe donnée par WASHIZU *et al.* que nous avons redessinée. Pour cela, nous posé un papier calque sur la courbe de WASHIZU et, marquant les points expérimentaux, nous avons remplacé par une courbe continue la ligne brisée de la communication citée. Il est clair que l'on peut représenter la courbe ainsi obtenue par l'équation :

$$R = a \exp (- b \alpha^2) \qquad (1)$$

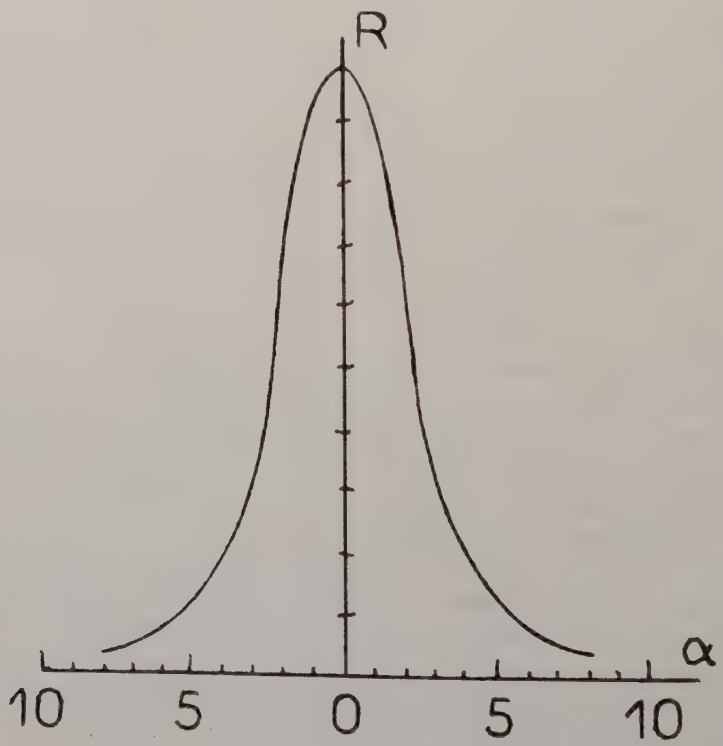

Figure IV - 1

où R est la réponse électrophysiologique, *a* et *b* sont deux constantes et α est l'angle que fait la direction de la source avec l'axe de l'ommatidie. WATERMAN donne des résultats exactement superposables pour la Limule. WASHIZU *et al.* ayant déterminé en même temps l'angle entre les axes de deux ommatidies jointives trouvent que cet angle est à peu près égal à l'angle qui correspond au point d'infexion de la figure IV - 1. Les champs de deux ommatidies successives se recouvrent donc largement et nous sommes loin de l'idée première de MULLER des ommatidies découpant l'espace en cônes bien délimités ne se recouvrant pas. Le lecteur n'aura pas manqué de faire le rapprochement entre la figure IV - 1 et les courbes décrivant l'effet STILES-CRAWFORD. Dans les deux cas en effet, la réponse de l'élément sensoriel est une fonction gaussienne de l'écart à la normale. Cette identité de forme des courbes expérimentales nous semble devoir être autre chose qu'un hasard. On sait en effet que les études du rhabdome au microscope électronique ont mis en évidence une structure en bâtonnets parallèles (GOLDSMITH et PHILPOTT, EIGUCHI) qui n'est pas sans rappeler la structure des cônes des Vertébrés (DARTNALL) en lames parallèles. Nous serions assez enclin à voir dans les courbes de WATERMAN et de WASHIZU *et al.* un effet STILES-CRAWFORD autant qu'une délimitation purement dioptrique de l'espace. Dans ces conditions, la forte inclinaison des rayons dans l'œil par superposition d'EXNER entraînerait une efficacité extrêmement faible, d'où une suppression physiologique des rayons qui n'auraient pas été supprimés optiquement.

Nous adopterons donc l'hypothèse de la vision en mosaïque et nous nous proposons d'essayer de synthétiser en une doctrine cohérente les différents aspects expérimentaux. Le problème est essentiellement celui de la limite de séparation de l'œil composé, compte tenu du fait bien établi pour l'Homme qu'il s'agit là d'une notion assez difficile à bien délimiter. Nous distinguerons successivement :

la vision d'un point lumineux immobile,

la vision d'un point lumineux en mouvement,

la vision de deux points immobiles,

la vision de deux points ou d'une rangée de points régulièrement espacés en mouvement,

la vision d'une mire de Foucault.

Nous nous baserons sur les résultats expérimentaux. Lorsque nous ne disposerons pas de résultats expérimentaux, nous admettrons que

l'œil de l'Arthropode se comporte comme l'œil humain. En particulier, et ainsi que semblent le montrer les expériences de WASHIZU *et al.*, nous admettrons que le seuil différentiel de luminance est indépendant de la luminance tant que la luminance n'est ni très grande ni très petite. Nous ferons les deux hypothèses suivantes :

A. Une même ommatidie distingue deux sources successives si

$$\frac{\Delta R}{R} \geqslant k_1$$

où R est la réponse de la cellule sensorielle pour la première source, ΔR la variation de réponse quand on passe d'une source à l'autre, k_1 une constante.

B. L'animal peut distinguer les réponses de deux ommatidies à condition que

$$\frac{\Delta R}{R} \geqslant k_2$$

R étant la réponse de la première ommatidie, $R + \Delta R$ la réponse de l'autre ommatidie, k_2 étant une constante indépendante, en première approximation, de R.

C'est que ce l'on a chez l'Homme quand on étudie le seuil différentiel pour deux sources présentées successivement ou juxtaposées. Mais ici, existe une différence essentielle entre l'œil camérulaire et l'œil à facettes : le premier est pourvu d'une *macula,* sa limite de séparation varie considérablement suivant la direction, au contraire l'œil à facettes ne possède pas de *macula,* il est isotrope. En réalité, cela n'est pas tout à fait exact, car l'œil à facettes semble posséder une *macula psychologique,* l'animal se tournant vers l'objet observé.

Une question importante est de déterminer si k_1 et k_2 sont égaux ou non. L'expérience ne permet pas de le déterminer, aussi adopterons-nous l'hypothèse la plus simple, c'est-à-dire $k_1 = k_2$. Avec k_1 pas trop différent de k_2, les résultats exposés plus loin ne subissent pas de grand changement.

ETUDIONS LES DIFFERENTS CAS POSSIBLES.

A. *Vision d'un point lumineux.*

Nous supposerons ce point placé sur un fond de luminance constante. Le point lumineux provoque la réponde R_p, le fond provoque une

réponse que nous pouvons écrire :

$$R_F = \iint_{2\pi} R' \, d\Omega \qquad (2)$$

Laissant le fond constant, nous présentons et retirons alternativement le point. Alors, en raison de nos hypothèses antérieures, le point sera vu si

$$\frac{R_P}{R_F} \geqslant k_1$$

R_P ainsi que le montre l'expérience dépend de la direction. R_p sera évidemment maximum pour une direction $\alpha = O$. La vision du point par une seule ommatidie dépendra donc de la direction de présentation. Si maintenant la source, sans être très étendue n'est pas strictement ponctuelle, l'ommatidie ne pourra pas la distinguer d'un point. En effet, la réponse pour cette source étendue mais petite est

$$R_E = \iint_{\Omega} R' \, d\omega$$

et on peut fort bien avoir $R_P = R_E$. Mais si les réponses de la même ommatidie pour le point et la source petite peuvent être égales, en général, elles seront différentes pour deux ommatidies voisines et, en général, l'œil dans son ensemble pourra distinguer source petite et source ponctuelle. On voit déjà apparaître la notion que la limite de séparation de l'œil, dans son ensemble, n'est pas entièrement limitée par la limite de séparation d'une seule ommatidie.

Le cas du point sombre sur un fonds de luminance constante se traite de la même manière.

B. *Vision du mouvement d'un point.*

Soit un fond de luminance constante, comme dans le cas ci-dessus, donnant une réponse :

$$R_F = \iint_{2\pi} R \, d\Omega$$

Présentons un point lumineux qui soit visible au sens du paragraphe ci-dessus. Le point étant immobile fournit une réponse :

$$R_P = a \exp (- b \alpha^2) \qquad (1)$$

ainsi que nous l'avons vu au début du présent chapitre. Déplaçons le point de l'angle $d\alpha$. Alors la réponse fournie par le point varie de

$$d R_P = 2 a b \alpha \exp (- b \alpha^2) d\alpha \qquad (3)$$

Si $d R_p \geqslant k_1 R_T$, alors l'ommatidie percevra une variation : le changegement de position du point sera perçu comme un changement de la luminance moyenne fond plus point. La constante a contient outre la sensibilité propre de l'ommatidie, l'intensité de la source ponctuelle et notre formule (3) semble montrer que le seuil de perception du mouvement dépendra de l'intensité de la source. Montrons qu'il n'en est rien. En effet, par hypothèse, le point est vu, selon le sens du paragraphe 1, ce qui signifie que l'on a

$$R_p \geqslant k_1 R_T$$

Or, la formule (3) peut s'écrire par combinaison avec la formule (1) :

$$d R_P = 2 \alpha b R_p d\alpha$$

ou

$$d R_P \geqslant - 2 \alpha b k_1 R_T d\alpha$$

L'œil verra le mouvement si

$$d R_p \geqslant k_1 R_T$$

d'où finalement :

$$d\alpha \geqslant - \frac{1}{2} \frac{1}{\alpha b}$$

formule que ne contient plus R_T.

Notons que l'ommatidie transforme une variation de position en une variation apparente d'intensité de la source et qu'une ommatidie isolée ne peut pas distinguer entre une variation d'intensité et un mouvement. En particulier, l'ommatidie isolée n'aura aucune possibilité de percevoir la direction du mouvement. Ici encore, deux ommatidies contiguës percevront le mouvement et la direction de ce mouvement. En effet, supposons une source située à peu près sur la bissectrice de l'angle que font les axes de deux ommatidies : quand le point se déplacera, la réponse de la première ommatidie augmentera, la réponse de la seconde diminuera. Le cerveau de l'animal pourra très bien comparer ces deux variations et avoir la perception d'un mouvement, avec une perception, au moins grossière, de la direction de ce mouvement. Cette supposition est parfaitement plausible, puisque c'est bien ce que l'on

observe chez l'Homme (mouvements φ et δ). Notons encore que la perception d'un mouvement, c'est-à-dire la limite de séparation pour le mouvement ne sera pas seulement déterminé par la forme de la courbe (fig. IV - 1), mais encore par le seuil différentiel de luminance de l'ommatidie. Il n'est donc nullement étonnant que BURTT et CATTON aient trouvé des limites de séparation beaucoup plus petites dans le cas du mouvement que dans le cas de mires fixes. On voit que la théorie de la vision en mosaïque suffit amplement à expliquer les différences et qu'il n'est nul besoin d'introduire une théorie nouvelle.

C. *Vision de deux points immobiles.*

C'est la limite de séparation proprement dite, ou acuité visuelle. Les auteurs qui se sont jusqu'ici occupés de la vision des Arthropodes semblent supposer qu'il n'existe qu'une seule limite de séparation, qu'une seule acuité visuelle, la limite de séparation de deux points. Notons avec regret que l'immense majorité des ophtalmologistes sont aussi de cet avis pour l'Homme.

Admettons d'abord que les points sont séparés par un angle supérieur au double de l'angle des axes de deux ommatidies successives. Il est alors clair que l'animal distinguera les deux points. Si les champs des ommatidies ne se recouvraient pas et si leur réponse n'était pas donnée par la figure IV - 1, si la réponse était par exemple un rectangle, alors il est bien évident que la limite de séparation de deux points immobiles serait le double de l'angle séparant les axes de deux ommatidies jointives. En réalité, il semble plausible que plusieurs ommatidies interviennent et il est possible que la limite de séparation soit légèrement plus petite. Dans ce cas limite de séparation devrait dépendre de la luminance du test, un test de faible luminance excitant seulement un très petit nombre d'ommatidies, deux à la limite, un test plus lumineux excitant, par une sorte d'irradiation physiologique, d'autres ommatidies : c'est bien ce que confirme l'expérience CLARCK étudiant l'acuité visuelle du Crabe *Uca pugnax,* trouve une acuité visuelle augmentant avec la luminance selon une loi du type courbe de Galton. Il trouve d'ailleurs que chez *Uca pugnax* comme chez la Drosophile, la limite de séparation est au mieux égale au double de l'angle de deux ommatidies.

D. *Vision de deux points mobiles.*

Le problème est tout différent et la limite de séparation bien beilleure. Soit, en effet, deux points de même intensité lumineuse séparés

par l'angle 2γ. Soit α l'angle que fait l'axe de l'ommatidie avec le milieu du segment formé par les deux points lumineux. La réponse de l'ommatidie est alors :

$$R = a \exp [-b (\alpha+\gamma)^2] + a \exp [-b (\alpha-\gamma)^2] \qquad (4)$$

Etudions les variations de cette réponse quand l'ensemble des deux points se déplace. Pour cela calculons la dérivée de la réponse par rapport à l'angle a. On a

$$\frac{dR}{d\alpha} = -2 ab \left((\alpha+\gamma) \exp [-b(\alpha+\gamma)^2] + (\alpha-\gamma) \exp [-b(\alpha-\gamma)^2] \right) \qquad (5)$$

Cette dérivée s'annule évidemment pour $\alpha = 0$, c'est-à-dire quand les deux points sont placés symétriquement par rapport à l'axe de l'ommatidie. Un calcul simple que nous ne reproduirons pas, nous donne deux autres valeurs de α annulant la dérivée : ce sont les valeurs données par l'équation :

$$\exp (-4 b \alpha \gamma) = -\frac{\alpha - \gamma}{\alpha + \gamma} \qquad (6)$$

On pourrait, dans un cas pratique où nous connaîtrions γ, calculer les solutions graphiquement. Notons que si α_0 est solution, la valeur $-\alpha_0$ est aussi solution, ce que l'on voit immédiatement en portant α_0 et $-\alpha_0$ dans l'équation (6). C'était d'ailleurs évident en raison de la symétrie des phénomènes. Pour déterminer le sens de variation de R dans l'équation (4), notons que pour des angles α très grands en valeur absolue, c'est-à-dire des points lumineux très éloignés de l'axe de l'ommatidie, la réponse est nulle, et qu'elle croît donc quand α diminue en valeur absolue. Nous avons donc le tableau suivant :

α	$-\pi$		$-\alpha_0$		0		$+\alpha_0$		$+\pi$
R'	0	+	0	—	0	+	0	—	
R	0	↑	Max.	↓	min.	↑	Max.	↓	0

Lors donc que les points, partant d'une position très éloignée, se déplaceront vers l'axe de l'ommatidie, la réponse d'abord très petite, ou nulle, augmentera, passera par une valeur maximale pour une certaine valeur α_0 de l'angle α, diminuera, passera par un minimum lorsque les

deux points seront placés symétriquement par rapport à l'ommatidie, augmentera de nouveau, passera par un second maximum, puis décroîtra jusqu'à zéro. L'ommatidie, encore une fois, transformera le mouvement en variations de luminance apparente. Notons que le maximum de la réponse ne coïncide pas avec le passage des points devant l'ommatidie. En effet, la valeur $\alpha = \gamma$ n'annule pas la dérivée (5).

L'ommatidie percevra donc bien l'existence de deux points lumineux, mais commettra une erreur sur la position de ces points. D'ailleurs, l'ommatidie ne pourra pas non plus déterminer le sens du déplacement. Par contre, comme plus haut, l'ensemble de plusieurs ommatidies percevra la direction du mouvement.

Il nous reste à déterminer les positions respectives de α_0 et de γ. Pour cela faisons $\alpha = \gamma$ et portons cette valeur dans la dérivée (5). Il vient :

$$R' = - 2\, a\, b\, (2\gamma) \exp \left[- b\, (2\gamma)^2 \right]$$

Toutes les constantes étant positives, cette dérivée est négative, la valeur de γ est à l'extérieur de l'intervalle $(- \alpha_0, + \alpha_0)$. La figure IV - 2 représente schématiquement les résultats. Si l'ommatidie pouvait déterminer la vitesse de déplacement, elle commettrait donc sur l'écart entre les points une erreur par défaut.

E. *Vision d'une rangée de points mobiles régulièrement espacés.*

La réponse de chaque ommatidie s'obtient par la somme d'une série de fonctions gaussiennes. Les points lumineux étant comme précédemment séparés par la distance 2γ, il est clair que la réponse de l'ommatidie pour une mire mobile est une fonction périodique de période 2γ.

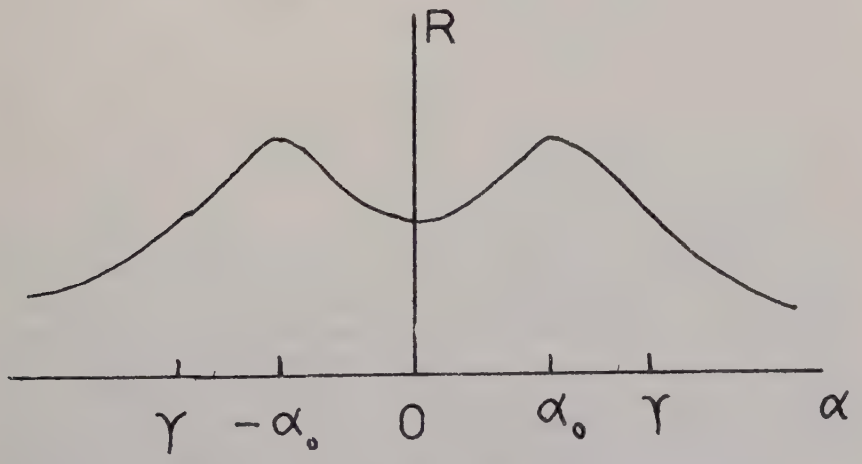

Figure IV - 2

En effet, quand la rangée se déplace de l'angle 2γ, chaque point reprend la place qu'occupait le point voisin, et rien n'est changé dans la réponse, ce qui est la définition même d'une fonction périodique. Quand la rangée se déplacera devant l'ommatidie, la réponse sera modulée selon une fonction périodique de période égale à la période de la rangée. Ici encore, et à condition que la modulation soit comme on dit en radioélectricité, de profondeur suffisante pour dépasser le seuil différentiel de luminance, l'ommatidie percevra le passage de chaque point, sans toutefois percevoir la direction du mouvement.

Soit maintenant l'œil complet, c'est-à-dire une série d'ommatidies séparées par l'angle 2β. Les travaux de HARTLINE *et al.* ont en effet mis en évidence l'interconnection nerveuse des ommatidies. La mire étant immobile, chaque ommatidie fournira une réponse fonction de la position relative de la rangée et des ommatidies : en général, α et β sont différents, la réponse des différentes ommatidies n'est pas la même. Mais nous avons en face l'un de l'autre deux systèmes périodiques. Les points et les ommatidies vont périodiquement reprendre la même position relative, donc la réponse des ommatidies, la mire étant toujours immobile, sera modulée dans l'espace. Nous avons un effet de moiré de première espèce (BOUASSE). Calculons le pas de ce moiré, pour cela cherchons l'angle séparant deux positions relatives identiques des points lumneux des ommatidies. Soit x cet angle. Supposons $\gamma < \beta$ on a

$$x = 2\,n\,\beta = 2\,(n+1)\,\gamma$$

n étant un nombre entier. On en tire :

$$n = \frac{\gamma}{\beta - \gamma}$$

d'où

$$x = \frac{2\,\beta\,\gamma}{\beta - \gamma}$$

Examinons quelques cas particuliers. Tout d'abord, lorsque l'angle 2γ est grand, c'est-à-dire quand les points lumineux sont très écartés, le moiré ne se produit pas, la modulation spaciale des réponses ommatidiennes, est de même période que la mire elle-même, l'œil sépare la mire. Quand $\beta = \gamma$, c'est-à-dire quand la mire et l'œil ont le même pas, il n'y a plus non plus de moiré où si l'on préfère le moiré est de période infinie : la réponse des différentes ommatidies est égale, l'œil a une sensation de luminance constante. Si par contre, toujours avec une mire de pas égal à celui de l'œil, la mire se déplace, la réponse de toutes

les ommatidies est périodique et en phase : l'œil sépare la mire, mais ne peut déterminer la direction du mouvement. Supposons maintenant $2\beta > \gamma > \beta$, c'est-à-dire une mire dont le pas est plus grand que le pas de l'œil, mais plus petit que le double du pas de l'œil : il se produit alors un moiré, l'œil ne peut séparer la mire. Déplaçons la mire : alors le moiré se déplace, et un raisonnement analogue à celui que l'on fait dans l'étude du vernier montre que le déplacement se produit en sens inverse du déplacement de la mire et avec une vitesse d'autant plus grande que β et γ sont moins différents. L'œil commettra donc une erreur à la fois sur le sens de déplacement et sur la vitesse. Enfin, considérons une mire de pas plus petit que l'œil. Par le même raisonnement, on voit que le moiré se déplace dans le même sens que la mire et avec une vitesse qui décroît avec le pas de la mire.

Résumons ces résultats dans le tableau ci-après :

Pas de la mire par rapport au pas de l'œil	Sensation probable
plus petit	Moiré de pas de plus en plus grand de contraste de plus en plus grand se déplaçant dans le même sens que la mire, avec une vitesse de plus en plus grande.
égal	Plus de moiré. L'œil sépare la mire en mouvement mais sans pouvoir déterminer le sens du mouvement.
plus grand, mais inférieur au double	Moiré de pas de plus en plus petit se déplaçant en sens nverse de la mire, avec une vitesse de plus en plus petite, mais supérieure à la vitesse de la mire.
égal ou supérieur au double	Mire séparée. Les différents points sont vus séparément. Il n'y a plus d'erreur, ni sur le pas de la mire, ni sur le sens du déplacement.

On voit donc d'après ce tableau que l'œil à facettes pourra distinguer le mouvement d'une mire qu'il est incapable de séparer immobile. L'acuité visuelle pour le mouvement sera bien meilleure que l'acuité visuelle dans la vision de deux ou plusieurs points immobiles. La meilleure acuité pour le mouvement dépendra évidemment de la modulation de la réponse ommatidienne lors du mouvement, c'est-à-dire des conditions psychophysiologiques au moins autant que de la géométrie de la mire. Notons aussi que l'animal perçoit non pas *telle mire constituée de telle manière se déplace dans telle direction avec telle vitesse,* mais *quelque chose se déplace.* Ce n'est donc pas parce que l'expérimentateur a perçu une perception chez l'animal, que cette perception est de même nature chez l'expérimentateur et l'animal. En particulier, la réponse électrophysiologique des centres nerveux d'un Insecte (Burtt et Catton) ne signifie absolument pas que les centres nerveux ont résolu une mire, mais simplement qu'ils ont perçu quelque chose, ce quelque chose pouvant n'avoir pas de rapport direct avec la réalité.

Signalons pour terminer que les phénomènes doivent en réalité être plus compliqués que ne l'indique le tableau précédent. En effet, nous avons raisonné sur une seule rangée d'ommatidies parallèles à la rangée de points lumineux. Or, l'œil comprend un nombre plus ou moins grand selon les espèces, de ces rangées. Or, en raison de la forme sphérique ou ellipsoïdale de l'œil, le pas angulaire des différentes rangées n'est pas le même. Le moiré peut donc fort bien être tout différent dans les diverses parties de l'œil. Il n'est pas impossible par exemple, que le moiré se déplace dans un sens pour une partie de l'œil et en sens inverse pour l'autre. L'animal perçoit donc quelque chose qu'il ne peut expliquer, qu'il peut d'ailleurs d'autant moins expliquer que dans la nature il a peu de chances de rencontrer une rangée de points lumineux régulièrement espacés. De même, une mire de Foucault a un pas angulaire différent selon les ommatidies, et sa perception n'est certainement pas simple. C'est bien ce que l'on observe dans les mesures d'acuité par mire de Foucault. On sait que l'expérience consiste à placer un Crabe dans l'axe d'un cylindre tournant, l'animal étant fixe. Sur la paroi interne du cylindre sont peintes des lignes noires sur fond blanc. L'animal cherche à suivre la mire tournante. On dit alors que si l'animal tourne ses yeux dans le sens du mouvement de la mire, il sépare la mire. Or, on constate que pour une mire de pas convenable, l'animal semble désorienté, il semble percevoir quelque chose de mobile, mais ses réactions sont irrégulières, il agite ses yeux en tous sens. C'est bien la preuve que la perception d'un mouvement ne nécessite pas la perception de la direction du mouvement, ni la perception de la forme de l'objet mobile.

CONCLUSIONS

1. On expose la théorie d'Exner sur la dioptrique de l'œil composé. Cette théorie postule l'existence d'un cône cristallin répondant à la description de Matthiessen, c'est-à-dire ayant un indice décroissant de l'axe à la périphérie selon une loi parabolique. Il est donc nécessaire de mesurer les indices si l'on veut vérifier la théorie d'Exner et, d'une façon générale, élaborer la dioptrique de l'œil à facettes.

2. On décrit en détail le microréfractomètre Nomarski et on calcule la forme des franges dans différents cas possibles, en particulier dans le cas du cristallin de Matthiessen.

3. Etudiant trente espèces (Chélicérates, Crustacés et Insectes), on montre que le cône cristallin est en général optiquement homogène. En tout cas, on n'a jamais observé de cristallin du type Matthiessen.

4. On propose donc de rejeter la distinction classique depuis Exner, entre œil par apposition et œil par superposition, pour ne garder que la vision par apposition (vision en mosaïque de Müller).

5) Enfin, on donne un essai d'interprétation mathématique de la vision mosaïque. On calcule l'acuité en faisant intervenir un phénomène analogue à l'effet Stiles-Crawford.

BIBLIOGRAPHIE

1. AUTRUM (H.) et STUMPF (H.) — Das Bienenauge als Analysator für polarisiertes Licht. *Z. Naturforsch,* 1950, *56,* 116-122.

2. BARLOW (A.B.) — The size of ommatidia in apposition eyes. *J. exper. Biol.* 1952, *29,* 667-674.

3. BAYLOR (E.R.) et KENNEDY (D.) — Evidence against a polarizing analyser in the bee eye. *Anat. Rec.* 1958, *132,* 411-411.

4. BEDEAU (K). — Das Facettenauge der Wasserwanzen. *Z. wissensch. Zool.* 1911, *97,* 417-456.

5. BERGER (P.) et SEGAL (J.) — La discrimination du plan de polarisation de la lumière par l'œil de l'abeille. *C.R. Acad. Sc.* 1952, *234,* 1308-1310.

6. BERNARD (F.) — Recherches sur la morphologie des yeux composés d'Arthropodes. *Thèse pour le Doctorat ès-Sciences,* Paris 1937.

7. BERNHARDS (H.) — Der Bau des Komplexauges von *Astacus fluviatilis. Z. wissensch. Zool.* 1916, *116,* 649-707.

8. BERNHARD (C.G.), MILLER (W.H.) et MOLLER (A.R.) — Function of the corneal nipples in the compound eye of Insects. *Acta physiol. scand.* 1963, *58,* 381-382.

9. BERNHARD (C.G)., MILLER (W.H.) et MOLLER (A.R.) — The Insect corneal nipple array. *Acta physiol. scand.* 1965 ,*63,* suppl. 243, 1-79.

10. BERNHARD (C.G.) et OTTOSON (D.) — Pigment position and light sensitivity in the coumpound eye of Noctuid Moths. *Acta physiol. scand.* 1962, *54,* 95-96.

11. BORN (M). et WOLFF (E.) — Principles of optics. Pergamon Press, Londres, 3e Edition 1965, 808 pages.

12. BOUASSE (H.) — Vision et reproduction des formes et des couleurs. Delagrave, Paris, 1928, 561 pages.

13. BROCKER (H.) — Untersuchungen über das Sehvermögen der Einsiedlerkrebse. *Zool. Jahrb. allgem. Zool.* 1935, *55,* 399-430.

14. BRYNGDAHL (O.) — Application of shearing interferometry. *Progr. Opt.* 1965, *4,* 39-86.

15. BUDDENBROCK (W. von) — Die Physiologie des Facettenauges. *Biol. Rev.* 1935, *10,* 283-316.

16. BUGNION (E.) et POPOFF (N.) — Les yeux des insectes nocturnes. *Arch. Anat. miscrosc.* 1914, *16,* 261-304.

17. BURKHARDT (D.) — Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells in the Arthropod eye. *Symp. Soc. exper. Biol.* 1962, *16,* 86-109.

18. BURKHARDT (D.) — Lichtrezeptoren im Tierreich. *Naturwissenschaften,* 1963, *50,* 586-590.

19. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Visual perception of movement in the Locust. *J. Physiol.* 1954, *125,* 566-580.

20. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Electrical responses to visual stimulation in the optic lobes of the Locust and certain other Insects. *J. Physiol.* 1956, *133,* 68-88.

21. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Transmission of visual responses in the nervous system of the Locust. *J. Physiol.* 1959, *146,* 492-515.

22. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Visual acuity of the compound eyes in three species of Insects. *Proc. XV th. Intern. Cong. Zool.* 1959, *15,* 535-536.

23. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Is the mosaic theory of insect vision true ? *XI*e *Intern. Kongr. Entomol.* 1960, *11,* 670-673.

24. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — The properties of single-unit discharges in the optic lobes of the Locust. *J. Physiol.* 1960, *154,* 479-490.

25. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — A diffraction theory of Insect vision. An experimental investigation of visual acuity and image formation in the compound eyes of three species of Insects. *Proc. Roy. Soc.* 1962, *157* B, 53-82.

26. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Resolving power of the compound eye. *Symp. Soc. exper. Biol.* 1962, *16,* 72-85.

27. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Image formation and sensory transmission in the compound eye. *Adv. Insect Physiol.* 1966, *3,* 2-52.

28. BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.) — Perception by Locust of rotated patterns. *Science,* 1966, *151,* 224-224.

29. CARTHY (J.D.) et GOODMAN (L.J.) — An electrophysiological investigation of the divided eye of GIRINUS bicolor F. *J. Insect Physiol.* 1964, *10,* 431-436.

30. CHEVAIS (S.) — Sur la structure des yeux implantés de *Drosophila melanagaster. Arch. Anat. microsc.* 1937, *33,* 107-112.

31. CLARK (L.B.) — The visual acuity of the fiddler crab, *Uca pagnax. J. gen. Physiol.* 1936, *19,* 311-319.

32. COWLEY (J.M.) et MOODIE (A.F.) — Fourier images : I. The point. Source. *Proc. phys. Soc. London, Ser. B.* 1957, *70,* 486-496.

33. COWLEY (J.M.) et MOODIE (A.F.) — Fourier images : II. The out-of-focus patterns. *Proc. phys. Soc. London, Ser. B.* 1957, *70,* 497-504.

34. COWLEY (J.M.) et MOODIE (A.F.) — Fourier images : III. Finite sources. *Proc. phys. Soc. London, Ser. B.* 1957, *70,* 505-513.

35. DARTNALL (H.J.A.) — The properties of visual pigments in Photoreceptors. In DAVSON, H. The eye. Tome 3, 796 pages. Academic Press 1962.

36. DAUMER (K.) — Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 1956, *38,* 413-478.

37. DAUMER (K.) — Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen *Z. vergl. Physiol.* 1958, *41,* 49-110.

38 DEL PORTILLO (S.) — Beziehungen zwischen den Offnungswinkeln der Ommatidien, Krümmung und Gestalt der Insektenaugen und ihrer funktionellen Aufgabe. *Z. vergl. Physiol.* 1936, *23,* 100-145.

39. DEMOLL (R.) — Die Augen von *Alciopa contrainii. Zool. Jahrb.* 1909, *27,* 651-685.

40. DEMOLL (R.) — Die Physiologie des Facettenauges. *Ergeb. Fortschr. Zool.* 1910, *2,* 431-516.

41. DEMOLL (R.) — Die Augen von *Limulus. Zool. Jahrb. Anat. Abt.* 1914, *38,* 443-464.

42. DETHIER (V. G.) — The dioptric apparatus of lateral *ocelli. J. cell. comp. Physiol.* 1943, *22,* 115-126.

43. DITCHBURN (R.W.) — Eye movements in relation to retinal action. *Optica Acta* 1954, *1,* 171-176.

44. DITCHBURN (R.W.) et GINSBORG (B.L.) — Vision with a stabilized retinal image. *Nature,* 1952, *170,* 36-37.

45. DITCHBURN (R. W.) et GINSBORG (B. L.) — Involontary eye movements during fixation. *J. Physiol. G.B.* 1953, *119,* 1-17.

46. ELTRINGHAM (H.) — Butterfly vision. *Trans. entomol. Soc. London,* 1919, *67,* 1-49.

47. EVANS (W. G.) — Infra-red receptors in *Melanophila acuminata* De Geer. *Nature,* 1964, *202,* 211-211.

48. EXNER (S.) — Uber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. *Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien* 1875, *72,* 156-190.

49. EXNER (S.) — Uber Cylinder welche optische Bilder entwerfen. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1886, *38,* 274-290.

50. EXNER (S.) — Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten. Fr. Deuticke, Leipzig et Vienne, 1891, 206 pages.

51. FUORTES (M.G.F.) et YEANDLE (S.) — Probability of occurence of discrete potential waves in the eye of *Limulus. J. gen. Physiol.* 1964, *47,* 443-463.

52. GAVEL (L. von) — Die « kritische Streifenbreite » als Mass der Sehschärfe bei Drosophila melonogaster. *Z. vergl. Physiol.* 1940, *27,* 80-135.

53. GOGALA (M.) et MICHIELI (S.) — Das Komplexauge von *Ascalaphus,* ein spezialisiertes Sinnesorgan für kurzwelliges Licht. *Naturwissensch.* 1965, *52,* 217-218.

54. GOLDSMITH (T.H) — The visual system of the Honeybee. *Proc. nat. Acad. Sc. USA* 1958, *44,* 123-126.

55. GOLDSMITH (T.) — The visual system of Insects. In *The Physiology of Insecta,* édité par Morris Rockstein. Academic Press, Vol. I, pp. 397-462.

56. GOLDSMITH (T. H.) et PHILIPOTT (D. E.) — The microstructure of the compound eyes of Insects. *J. biophys. biochem. Cytol.* 1957, *3,* 429-440.

57. GREGORY (R.L.), ROSS (H.E.) et MORAY (N.) — The curious eye of *Copilia Nature,* 1964, *201,* 1166-1168.

58. GRENACHER (H.) — Uber die Augen einiger Myriapoden. *Arch. mikroskop. Anat.* 1880, *18,* 415-467.

59. HANSTROM (B.) — Das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Limulus polyphemus. Lunds Univ. Arsskrift,* N.F. Avd. 2, 1926, *22,* 1-79.

60. HANSTROM (.B) — Uber die Frage, ob funktionell verschiedene zapfen - und stäbchenartige Sehzellen im Komplexauge der Arthropoden vorkommen. *Z. vergl. Physiol.* 1927, *6,* 566-597.

61. HASSENSTEIN (B.) — Ommatidienraster und afferente Bewegungs Integration. *Z. vergl. Physiol.* 1951, *33,* 301-326.

62. HASSENSTEIN (B.) — Uber de Sehschärfe von Superpositionsauge. (Versuche an *Lysmata seticaudata* und *Leander serratus*). *Pubbl. Stz. Zool. Papoli* 1954, *25,* 1-8.

63. HECHT (S.) — The relation between visual acuity and illumination. *J. gen. Physiol.* 1928, *11,* 255-281.

64. HECHT (S.) et WALD (G.) — The influence of intensity on visual functions of *Drosophila. Proc. nat. Acad. Sc. USA.* 1933, *19,* 964.

65. HECHT (S.) et WALD (G.) — The visual acuity and intensity discrimination of *Drosophila. J. gen. Physiol.* 1934, *17,* 518-547.

66. HECHT (S.), WOLF (E.) et WALD (G.D.) — The visual acuity of Insects. *Am. J. Physiol.* 1929, *90,* 381-382.

67. HECHT (S.) et WOLF (E.) — The visual acuity of the Honey Bee. *J. gen. Physiol.* 1929, *12,* 727-760.

68. HOCKING (B.) — Aspects of Insect vision. *Canad. Entom.* 1964, *96,* 320-334.

69. HOGLUND (G.) — Receptor sensitivity and pigment position in the compound eye of nocturnal *Lepidoptera. Life Sc.* 1963, *11,* 862-865.

70. HOMANN (H.) — Die Optik der Facettenaugen im Versuch. *Z. mathem. naturwiss. Unterr. Schulgatt.* 1932, *63,* 13-18.

71. HOMANN (H.) — Die Nebenaugen der Araneen. *Zool. Jahrb Anat. Abt.* 1950, *71,* 56-144.

72. HORRIDGE (G.A.) — Perception of movements by the Crab. *Nature,* 1966, *209,* 267-269.

73. JANDER (R.) — Die Detektortheorie optischer Auslösungsmechanismen von Insekten. *Z. Tierpsychol.* 1964, *21,* 302-307.

74. KAMPA (E.M.) — The Euphausiid eye, a re-evaluation. *Vision Research,* 1965, *5,* 475.

75. KAMPA (E.M.), ABBOTT (B.C.) et BODEN (B.P.) — Some aspects of vision in the Lobster *Homarus vulgaris* in relation to the structure of its eye. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 1963, *43,* 683-699.

76. KUIPER (J.W.) — The optics of the compound eye *Symp. Soc. exper. Biol.* 1962, *16,* 58-71.

77. KUIPER (J.W.) — On the optics of the superposition eye. *Arch. néerl. Zool.* 1964, *16,* 171-173.

78. LACHENAUD (M.) — Construction, réglage et essais des instruments d'Optique. Béranger et Dunod, Paris, 1966, 599 pages.

79. LANGER (H.) et THORELL (B.) — Microspectophotometry of single rhabdomeres in the Insect eye. *Exper. Cell. Res.* 1966, *41,* 673-677.

80. LANKESTER (E. R.) et BOURNE (A. G.) — The minute structure of the lateral and the central eyes of *Scorpio* and of *Limulus. Quart. J. micr. Sc. N.S.* 1883, *23,* 177-212.

81. LE GRAND (Y.) — Optique Physiologique. Trois tomes. Revue d'Optique, Paris. — Tome 1. La dioptrique de l'œil et sa correction 412 p., 1965. Tome 2. Lumière et Couleurs. 490 p., 1965. — Tome 3. L'espace visuel. 391 p., 1956.

82. LE GRAND (Y.) — L'analyse temporelle de l'image rétinienne. *J. Psychol. norm. pathol.* 1959, *56,* 129-136.

83. LE GRAND (Y.) — Colorimétrie de l'Abeille (*Apis mellifera*). *Vision Research,* 1964, *4,* 59-62.

84. LEYDIG (F.) — Zum feineren Bau der Arthropoden. *Müller's Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* 1855, 376-480.

85. LIPETZ (L.E.) — The *Limulus* eye as an information converter : mechanisms for the transfer of information from the light image to the optic nerve discharge. *Adv. biol. med. Physics,* 1960, *7,* 131-172.

86. MAKOUS (W.L.) — Directional sensitivity in a compound eye. These. Brown University 1964. *Dissert Abstr.* 1965, *25,* 4832-4832.

87. MAKOUS (W.L.) — Effects of ligt adaptation on directional sensitivity in a compound eye. *Eastern Psychological Association Convention,* 23-4-1965.

88. MATTHIESSEN (L.) — Die Differentialgleichungen der Doptrik der geschichteten Kristallinse. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1879, *19,* 480-562.

89. MATTHIESSEN (L.) — Uber den Aplanetismus der Hornhaut. *Graefe's Arch. Ophtalmol.* 1876, *22,* 125-130.

90. MATTHIESSEN (L.) — Uber die geometrische Gestalt der theoretischen Retina des periscopischen schematischen Auges. *Graefe's Arch. Ophtalmol.* 1879, *25,* 257-275.

91. MATTHIESSEN (L.) — Untersuchungen über den Aplanetimus und die Periscopie der Krystallinsen in den Augen der Fische. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1880, *21,* 287-307.

92. MATTHIESSEN (L.) — Uber die Beziehungen, welche zwischen dem Brechungsindex des Kerncentrums der Krystallinse und de Dimensionen des Auges bestehen. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1882, *27,* 510-523.

93. MATTHIESSEN (L.) — Neue Untersuchungen über den Aplanetismus und die Periscopie der Krystallinse des Fischauges. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1881, *25,* 193-211.

94. MATTHIESSEN (L.) — Zur Integration der Differentialgleichungen in der Dioptrik der continuirlich geschichteten kugelförmigen Krystallinsen der Fische. *Schlömilch's Z. Math. Phys.* 1881, *26,* 179-200.

95. MATTHIESSEN (L.) — Die zwanzig Cardinalpunkte des menschlichen Auges. *Zehenders Klin. monatbl. Augenh.* 1882, *20,* 154-157.

96. MATTHIESSEN (L.) — Uber die Form der unendlich dünnen astigmatischen Strahlenbündel und über die Kummer'schen Modelle. *Sitzbr. math. phys. cl. Akad. Wissensch. München,* 1883, *13,* 35-51.

97. MATTHIESSEN (L.) — Uber die Forme der astigmatischen Bilder sehr kleiner Linien bei schiefer Incidenz der Strahlen in ein unendlich kleines Segment einer brechenden sphärschen Fläche. *Graefe's Arch. Ophtalmol.* 1883, *29,* 147-149.

98. MATTHIESSEN (L.) — Uber den schiefen Durchgang unendlicher dünner Strahlenbündel durch die Krystallinsen des Auges. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1883, *32,* 97-111.

99. MATTHIESSEN (L.) — Die Differentialgleichungen in der Dioptrik der continuirlich geschichteten kugelförmigen Kristallinse der Fische. *Z. Mathem. Physik.* 1883, *28,* 211-216.

100. MATTHIESSEN (L.) — Uber Begriff und Auswerthung des sogenannten Totalindex der Krystallinse. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 1885, *36,* 72-100.

101. MATTHIESSEN (L.) — Uber eine neue Etageloupe. *Centr. Z. Opt. Mechan.* 1886, *7,* 109-110.

102. MATTHIESSEN (L.) — Uber den Strahlendurchgang durch coaxial continuirlich geschichtete Cylinder mit Beziehung auf den physikalisch-optischen Bau der Augen verschiedener Insekten. *Exner's Repert. Phys.* 1886, *22,* 333-353.

103. MILLER (W.H.) — Morphology of the ommatidia of the compound eye of *Limulus. J. biophys. biochem. Cytol.* 1957, *3,* 421-428.

104. MILLER (W.H.) — Fine structure of some invertebrate photoreceptors. *Ann. N.Y. Acad. Sc.* 1958, *74,* 204-209.

105. NOMARSKI (G.) et C.N.R.S. — Interféromètre à polarisation, Brevet français n° 1 059 123 du 14 mai 1952.

106. RABAUD (E.) et VERRIER (M.L.) — Vision et comportement des Pagures et théorie d'Exner. *C.R. Acad. Sc.* 1940, *211,* 300-302.

107. REICHARDT (W.) — Uber das optische Auslösungsvermögen der Facettenaugen von von *Limulus. Kybernetik,* 1961, *1,* 57-69.

108. RIGGS (L.A.), RATLIFF (F.), CORNSWEET (J.C.) et CORNSWETT (T.N.) The disappearance of steadily fixated visual test objects. *J. opt. Soc. Amer.* 1953, *43,* 495-501.

109. ROGERS (G. L.) — A diffraction theory of Insect vision. II. Theory and experiment with a simple model eye. *Proc. Roy. Soc.* 1962, *157* B, 83-98.

110. SANTSCHI (F.) — Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les Fourmis. *Rev. Suis. Zool.* 1911, *19,* 303-338.

111. SANTSCHI (F.) — L'orientation sidérale des Fourmis et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 1923, *1, 137-176.*

112. SCHNEIDER (F.) — Die Beeinflussung der ultraoptischen Orientierung des des Maikäfers durch Veränderung des lokalen Massenverteilungsmusters. *Rev. Suis. Zool.* 1964, *71,* 632-648.

113. SCHWARZ (A.) — Uber das Gesetz der Quellung von Leimcylinder. *Exner's Repert. Phys.* 1885, *21,* 702-707.

114. VAISSIERE (R.) — Morphologie et histologie comparées des yeux des Crustacés Copépodes. *Arch. Zool. expér. gén.* 1961, *100,* 1-126.

115. WALD (G.) et KRAININ (J.M.) — The median eye of *Limulus :* an ultraviolet receptor. *Proc. nat. Acad. Sc. USA.* 1963, *50,* 1011-1017.

116. WASHIZU (Y.), BURKHARDT (D.) et STREICK (P.) — Visual field of single retinula cells and interommatidial inclination in the compound eye of *Calliphora erythrocephala. Z. vergl. Physiol.* 1964, *48,* 413-428.

117. WATASE (.S) — On the morphology of the compound eye of Arthoropod. *Biol. Studies Johns Hopkins Univ.* 1890, *4,* 287-334.

118. WATERMAN (T. A.) — Directional sensitivity of single ommatidie in the compound eye of *Limulus. Proc. nat. Acad. Sc. USA.* 1954, *40,* 252-257.

119. WATERMAN (T.A.) — Polarized light navigation by Arthropods. *Trans. N.Y. Acad. Sc.* 1951, *14,* 11-14.

120. WATERMAN (T.A.) — A light polarization analyzer in the compound eye of *Limulus. Science,* 1950, *111,* 252-254.

121. WATERMAN (T.A.) — Polarized light and angle of stimulus incidence in the compound eye of *Limulus. Proc. nat. Acad. Sc. U. S. A.* 1954, *40,* 258-262.

122. WATERMAN (T.A.) et WIERSMA (C.A.G.) — The functional relation between retinal cells and optic nerve in *Limulus. J. exper. Zool.* 1954, *126,* 59-85.

123. WIEDERMANN (I.) — Versuche über den Strahlengang im Insektenauge (Appositionsauge). *Z. vergl. Physiol.* 1965, *49,* 526-542.

124. WOLKEN (J.J.) — Studies of photoreceptor structures. *Ann. N.Y. Acad. Sc.* 1958, *74,* 164-181.

125. WOLKEN (J.J.) et GUPTA (P.D.) — Photoreceptor structures. The retinal cells of the Cockroach eye. *J. biophys. biochem. Cytol.* 1961, *9,* 720-724

126. WULFF (V.J.) — Physiology of the compound eye. *Physiol. Rev.* 1956, *36* 145-163.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

« Vision des sources ponctuelles »

VU ET APPROUVÉ :
Paris, le 12 Juin 1967
Le Doyen de la Faculté des Sciences :

Marc ZAMANSKY

VU
et Permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE